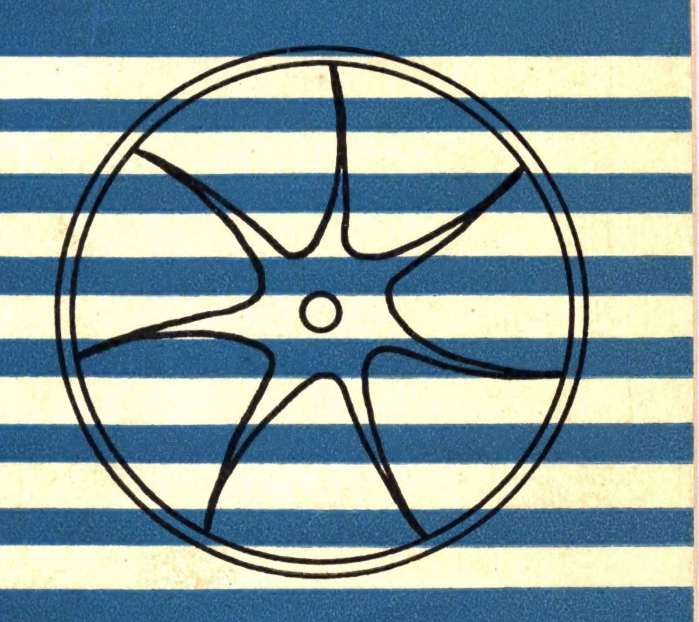
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

В. Б. КАСИНОВ

О СИММЕТРИИ В БИОЛОГИИ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОРДЕНА ЛЕНИНА
ФИЗИКО-ТЕХНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. А. Ф. ИОФФЕ

В. Б. КАСИНОВ

О СИММЕТРИИ В БИОЛОГИИ



ИЗДАТЕЛЬСТВО
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ
ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД
1971

УДК 548.12 + 576.2 + 577 + 577.3

О симметрии в биологии. Касинов В. Б. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л., 1971, стр. 1—48.

Книга состоит из трех глав. В первой главе изложены основные геометрические представления о симметрии конечных и бесконечных фигур и показано, что в живой природе осуществлены все основные виды симметрии, которые возможны по геометрическим соображениям. В ней также сопоставлены особенности симметрии организмов и кристаллов и обсуждено биологическое значение симметричности организмов как одного из проявлений упорядоченности, наблюдаемой в процессах морфогенеза.

В главе «Симметрия и изомерия» приведены примеры смешанной симметрии и антисимметрии в строении организмов. Антисимметрия интерпретируется как смешанная зеркальная симметрия. Дано также определение биологической изомерии и показана связь изомерии и симметрии. Приведены примеры организмов-стереоизомеров и описано явление антидромности.

В третьей главе изложены данные о наследственной и ненаследственной изменчивости организмов по признакам, выражающим их асимметрию или конфигурацию, в том числе новые данные по рясковым, конфигурация которых наследуется при вегетативном и не наследуется при половом размножении. Описано явление асимметрии протоплазмы и обсуждена гипотеза о химической природе морфологической энантиоморфности. Показано, что имеющиеся экспериментальные данные не подтверждают эту гипотезу. Изложены современные представления о возникновении асимметрии протоплазмы.

В заключение сделана попытка понять природу симметрии организмов.

Ответственный редактор

чл.-корр. АМН СССР *Г. С. Стрелин*

2-10-2
268-71 (II)

Глава 1

Виды симметрии

ВВЕДЕНИЕ

Каждый, кто бывал в лесу, замечал опавшие еловые или сосновые шишки. Но мало кто обращал внимание на то, что эти шишки встречаются в двух формах, которые являются зеркальными отражениями одна другой, подобно правой и левой рукам человека. Шишки — это видоизмененные побеги, т. е. видоизмененные облиственные стебли. Оказывается, что побеги растений вообще бывают левыми и правыми: листья на тех и других расположены противоположным образом (рис. 1). Зеркально равные (полностью или частично) формы широко распространены в живой природе.

Наша собственная зеркальная симметрия очень удобна для нас, она позволяет нам двигаться прямолинейно и с одинаковой легкостью поворачиваться вправо и влево. Столь же удобной должна быть зеркальная симметрия для птиц, рыб и других активно движущихся существ. С другой стороны, размышляя об условиях существования каких-либо прикрепленных, малоподвижных животных или растений, можно прийти к выводу, что наиболее удобной формой для них была бы радиально симметричная. Она характеризуется наличием нескольких плоскостей симметрии, пересечение которых дает ось симметрии. Примером радиально симметричного организма может служить всем известная гидра. Для неприкрепленных организмов, ненаправленно плавающих в толще воды, наиболее удобной была бы симметрия, близкая к шаровой, которая характеризуется наличием множества осей и плоскостей симметрии, а также центра симметрии. Действительно, простейшие многоклеточные организмы — вольвоксовые — имеют такую форму.

Форма организма, как впрочем и функциональные его признаки, бесспорно связана каким-то образом с условиями его существования, хотя едва ли кто-нибудь осмелится ответить на вопрос, что здесь является причиной, а что — следствием. Потому ли гидра является радиально симметричной, что она ведет прикрепленный образ жизни, или же она ведет такой образ жизни потому, что является радиально симметричной? Однако независимо от ответа на этот каверзный вопрос в приведенных примерах связь между формой и условиями существования очевидна. Спрашивается, зачем же нужны правые и левые побеги растению? Какое приспособительное значение может иметь эта зеркальность в строении побегов у прикрепленных форм, какими являются рас-

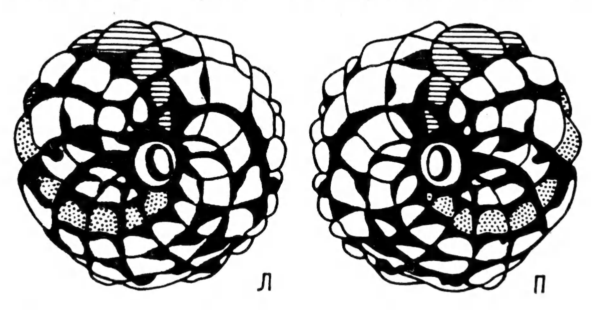


Рис. 1. Левая (Л) и правая (П) шишки сосны.

тения? Может быть, правизна и левизна организмов и их частей обусловлена различиями в их молекулярном составе (молекулы аминокислот, углеводов и других веществ также бывают левые и правые)? Если же это не так — а существуют очень серьезные основания считать, что молекулярный состав правых и левых биологических форм одинаков, — то какова физико-химическая основа левизны-правизны в живой природе и существует ли она вообще?

Эти вопросы интересуют тех биологов-морфологов, которых привлекает изучение упорядоченности, регулярности и соразмерности в строении организмов и их развитии. Одним из проявлений упорядоченности является наличие левых и правых особей и биоструктур, и морфологу важно знать, означает ли их существование нечто большее, нежели реализацию возможности, которую предусматривает геометрия. Составить определенное мнение по этому вопросу было бы легко, если бы каждому сорту асимметричных биоструктур соответствовали бы зеркальные двойники, подобно тому как каждому сорту элементарных частиц соответствуют античастицы. Это можно было бы решить и в том случае, если бы никаких зеркальных двойников совсем не было и каждая асимметричная структура была бы представлена только в одной из двух геометрически возможных модификаций. В действи-

тельности, однако, среди живых тел далеко не всякая асимметричная структура представлена обеими модификациями. Например, среди вьющихся растений, по-видимому, все особи некоторых видов завиваются в одну и ту же сторону. Среди моллюсков существуют виды, в которых все осмотренные особи имеют одинаковое направление завитка раковины, и т. д. Наряду с этим имеется много примеров, когда обе модификации представлены заметным, нередко даже равным числом Л- и П-форм. Почему же в живой природе одни формы представлены обеими зеркальными конфигурациями, а другие — только одной? Ответа на этот вопрос пока нет.

Левизна-правизна — это только одно из проявлений упорядоченности в строении организмов. Другим не менее интересным проявлением являются закономерности листорасположения (филлотаксиса). Вернемся к рис. 1. На нем видно, что чешуйки шишки располагаются одна подле другой так, что образуют две системы спиральных рядов. В одной системе ряды чешуек направлены по часовой стрелке, а в другой — против нее. Подсчитаем число рядов в той и другой системе; на рис. 1 один из длинных рядов в каждой шишке обозначен пунктиром, а один из коротких заштрихован. Всего в шишке имеется 8 длинных и 13 коротких рядов. В правой шишке более многочисленные ряды направлены по часовой стрелке, если смотреть на шишку с основания, как изображено на рис. 1, а в левой — против.

В верхушках очень многих побегов можно различить такие же системы спиральных рядов, состоящих из зачатков листьев или цветков. Числа рядов, ориентированных противоположно, отличаются у разных растений, но могут принимать не какое угодно, а, как правило, одно из следующих значений (в знаменателе записано число коротких, а в числителе — число длинных рядов): 1/2, 2/3, 3/5, 5/8, 8/13, 13/21, 21/34, 34/55, 55/89, 89/144, . . . Пределом этого ряда является иррациональное число

$$a = 1/2\ (\sqrt{5} - 1) \approx 0.61803\ldots,$$

которое внимательно изучалось математиками. Деление отрезка на части в отношении $a : (1 - a)$ называется его «золотым сечением». Несомненно, описанная закономерность — отражение геометрических требований к размещению зачатков листьев или цветков, занимающих определенные территории на поверхности более или менее вытянутого конуса, каким является стеблевая часть верхушки побега. Но биолог не может ограничиться этим геометрическим объяснением. Он хочет узнать, каким образом организму удается так согласовать протекающие в нем морфогенетические процессы — рост, локализацию, дифференцировку, — чтобы их результат удовлетворял этим геометрическим требованиям. В частности, нужно ли для объяснения такого рода упо-

рядоченности в явлениях морфогенеза привлекать гипотезу биологического поля, как это нередко делалось и делается, или не нужно?

Имеются и другие вопросы, связанные с упорядоченностью, регулярностью в процессах морфогенеза, например вопросы о наследовании конфигурационных признаков, заключающихся в специфическом расположении структурных частей, о функциональном сходстве Л- и П-организмов, о закономерностях функционирования парных органов, о механизмах возникновения двойниковых уродств и др. Все они концентрируются вокруг проблемы пространственно-временной упорядоченности развития и тесно связаны с общей морфологией, генетикой и биологией развития. В книге делается попытка ответить на некоторые вопросы, возникающие в связи с симметричностью организмов, приводятся и некоторые новые результаты, полученные в этой области в последнее время.

ОРГАНИЗМЫ И КРИСТАЛЛЫ

Как организмы, так и кристаллы представляют собой высокоупорядоченные системы, но характер упорядоченности их различен. Сравнивая свои руки, правую и левую, мы даже без микроскопа найдем множество деталей строения, нарушающих общую зеркальную симметрию. Эти детали суть рисунок папиллярных узоров, расположение волосяного покрова, длина соответствующих пальцев и т. д. Сравнивая же две грани кристалла, лишенные трещин, царапин и прочих случайных дефектов, мы даже с помощью микроскопа не сумеем их различить. Очевидно, упорядоченность в организме осуществляется с гораздо меньшей точностью, чем в кристалле. Другое бросающееся в глаза различие заключается в том, что кристаллы ограничены плоскостями, а организмы — кривыми поверхностями. Есть и еще одно важное различие, но для того чтобы понять, в чем оно заключается, нам потребуются некоторые простейшие геометрические термины и определения.

Предположим, что такие понятия, как «точка», «фигура» и «мысленно ставить в соответствие», ясны и без определения. Тогда образом точки или фигуры A назовем точку или фигуру A', которая мысленно ставится в соответствие с A. Мысленная замена каждой точки пространства ее образом есть преобразование. Предполагается, что если A' есть образ A, то и A в свою очередь является образом A', т. е. что всякое преобразование обратимо. Частным случаем преобразования является движение, т. е. такое преобразование, при котором все расстояния между точками остаются неизменными. Если в результате преобразования каждая точка совпадает со своим образом, т. е., иначе говоря, остается на прежнем месте, то такое преобразование называется тождественным.

Дадим теперь определение равных и особенных точек. Фигура может содержать точки, одинаково расположенные относительно остальных ее точек. Это значит, что, мысленно рассматривая всю фигуру из ее точек A, B, C, . . . , мы каждый раз сможем найти такой ракурс, при котором будем видеть одну и ту же картину, если эти точки равны, и не сможем найти такого ракурса, если они не равны. Если в фигуре для некоторой точки X не имеется равной точки (кроме нее самой, разумеется), то X называется особенной точкой (рис. 2).

Движения, в результате которых каждая точка замещается равной ей точкой, а каждая особенная точка остается на месте, называются преобразованиями симметрии, а фигуры, для которых

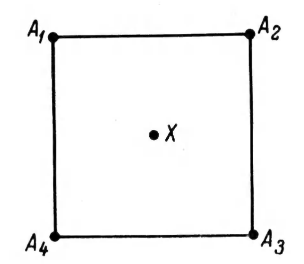


Рис. 2. Некоторые равные (A_1—A_4) и особенная (X) точки квадрата.

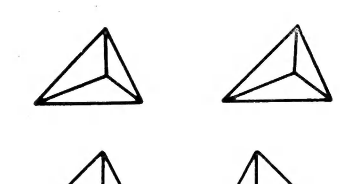


Рис. 3. Совместимо равные (*вверху*) и зеркально равные (*внизу*) тетраэдры.

преобразования симметрии возможны, называются симметричными Фигуры, не содержащие равных точек, т. е. такие, все точки которых являются особенными, называются асимметричными.

Симметричные фигуры обычно подразделяют на фигуры, имеющие по меньшей мере одну особенную точку, и фигуры, не имеющие особенной точки. В фигурах первого типа, так называемых розетках, невозможно такое преобразование симметрии, при котором все точки перемещаются в одну и ту же сторону на одно и то же расстояние (это движение называется параллельным переносом). В фигурах второго типа в качестве преобразования симметрии выступает параллельный перенос.

Помимо параллельного переноса, преобразованиями симметрии могут быть следующие движения: поворот всех точек на некоторый угол вокруг неподвижной оси и отражение, т. е. перемещение каждой точки, находящейся на некотором расстоянии от неподвижной плоскости, по прямой, перпендикулярной плоскости, на такое же расстояние по другую сторону от нее. Точки, прямые, плоскости, остающиеся на месте при преобразованиях симметрии, называются элементами симметрии. При параллельном переносе ни одна точка не остается на месте; при повороте не-

подвижной остается прямая, а при отражении — плоскость, так что все эти преобразования симметрии различны и не сводятся друг к другу.

В результате преобразования симметрии или ряда преобразований фигура переходит в некоторое новое положение, которое мы сможем отличить от исходного, только если сделаем равные точки (части) фигуры условно различными, например пометим их цифрами, как на рис. 2. Число условно различных положений фигуры равно числу свойственных ей неэквивалентных преобразований симметрии. Если же два преобразования симметрии переводят фигуру в одно и то же положение из некоторого исходного, то они называются эквивалентными. Полный набор неэквивалентных преобразований симметрии, свойственный некоторой фигуре, есть ее вид симметрии.

Разумеется, параллельный перенос, поворот и отражение могут быть просто движениями, а не выступать в качестве преобразований симметрии; в этом случае части фигуры, для которой выполняются операции движения, не меняются или не только меняются местами, но и переходят на новые места.

Параллельный перенос и поворот считаются выполнимыми движениями, так как реальный сдвиг или поворот физического твердого тела могут быть выполнены без разрушения его структуры. Отражение, наоборот, считается невыполнимой операцией. Если оно выполняется (мысленно) над асимметричным объектом, то в результате получается зеркально равная (энантиоморфная) копия, которая не может быть совмещена с оригиналом никакими поворотами и переносами. Это показывает, что при отражении меняется взаимное расположение точек объекта и объект, как говорят, принимает противоположную ориентацию. Совместимо и зеркально равные объекты (тетраэдры) изображены на рис. 3. Если отлить из металла левый тетраэдр, то его, очевидно, никак не удастся превратить в правый, не разрушая его структуры, но его, конечно, можно расплавить и вновь отлить в новой, зеркальной, форме. При этом механические качества отливки практически не изменятся. Но не всякий материал пригоден для такого «разрушительного выполнения» операции отражения. Если тетраэдр не отлит из металла, а выпилен из дерева, то его не удастся превратить в равноценный, зеркально равный тетраэдр, так как разрушение его анизотропной структуры приведет к таким последствиям, которые нынешняя технология не умеет полностью обратить.

В живой природе также не происходит такого обращения, при котором зеркальная копия образовывалась бы из тех же атомов, из которых прежде состоял оригинал. Но в процессе размножения обращение конфигурации возможно, и, как далее будет показано, организмы-оригиналы и их зеркальные потомки могут (хотя и не всегда) оказаться столь же близкими по свой-

ствам, как металлические тетраэдры, отлитые в энантиоморфных формах.

Вернемся теперь к симметричным фигурам, и рассмотрим виды симметрии конечных геометрических фигур — розеток.

РОЗЕТКИ

Существует очень небольшое число простейших видов симметрии розеток. Они могут комбинироваться между собой соответственно все большему повышению симметрии фигуры. Повышение симметрии может также происходить за счет увеличения порядка симметрии одного и того же вида (осевой, см. ниже). Порядок симметрии может быть сколь угодно велик, и потому общее число всевозможных видов симметрии розеток бесконечно велико. Наивысшей симметрией среди розеток обладает шар. Покажем, что среди биологических объектов существуют как все самые простейшие, так и наиболее сложный вид симметрии розеток, разумеется, с той точностью, какую допускают процессы формообразования в живой природе.

Простейшим видом симметрии по отношению к операции отражения является зеркальная симметрия. Едва

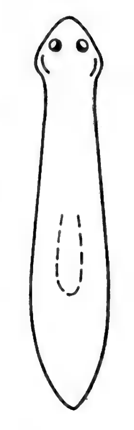


Рис. 4. Зеркально симметричный плоский червь — планария. Вид сверху. Увел. 3 ×.

ли нужно показывать, насколько широко распространен этот вид симметрии в живой природе. Следует только иметь в виду, что зеркально симметричную фигуру биологи обычно называют билатерально симметричной (рис. 4).

Другой простейший вид симметрии (по отношению к поворотам) — это осевая симметрия. Фигура, характеризующаяся осевой симметрией, например буква И, не имеет плоскости, но обладает осью симметрии, и симметрическое преобразование заключается в повороте фигуры вокруг этой оси, которая в данном примере проходит перпендикулярно плоскости бумаги через середину буквы. Число, показывающее, сколько раз данная фигура совмещается сама с собой при полном обороте, называется порядком оси симметрии.

Осевой симметрией в чистом виде, когда ось является единственным элементом симметрии, обладают створки диатомовых водорослей *Pleurosigma* и *Gyrodiscus* (рис. 5), колонии почвенного микроорганизма *Bacillus mycoides* (рис. 6), сифонофора *Velella*, а также системы спиралей, по которым располагаются цветки в корзинках сложноцветных, чешуи в шишках хвойных (рис. 1) и т. п. Последний случай связан постепенными переходами с такими формами, у которых осевая симметрия комбинируется с осью

переносов, так что получается фигура, напоминающая многозаходный винт. Однако такие фигуры, поскольку в них содержится ось переносов, не относятся к розеткам, и мы поговорим о них в следующем разделе.

Зеркальное отражение фигуры, обладающей осевой симметрией, так же как и асимметричной, не совпадает с фигурой-оригиналом. Оригинал и копия такой фигуры в зеркале составляют пару энантиоморфов. Многие упомянутые выше организмы и части их с осевой симметрией действительно представлены в природе двумя энантиоморфными модификациями (здесь слово «модификация» следует понимать в геометрическом, а не в биологическом смысле). Нужно, разумеется, учитывать, что процессы формообразования всегда связаны с некоторой неточностью в расположении клеток или других структурных компонентов. Поэтому, в частности, энантиоморфные модификации, пример которых приведен на рис. 6, энантиоморфны лишь по общему характеру симметрии, а не по деталям в расположении отдельных завитков.

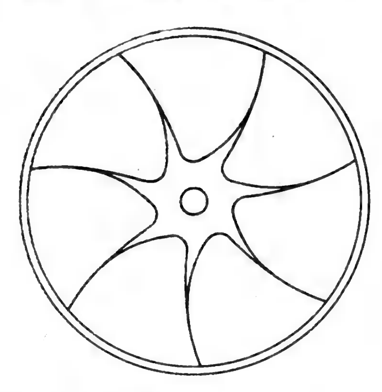


Рис. 5. Диатомовая водоросль *Gyrodiscus vortex*. Осевая симметрия 7-го порядка. Увел. 800 ×.

Полезно запомнить, что любые фигуры, которые могут быть представлены в энантиоморфных модификациях — асимметричные, розетки с осевой симметрией, многие винты и др., — называются вообще диссимметричными.

Комбинация оси с проходящими по ней плоскостями симметрии приводит к образованию фигур, которые носят название радиально симметричных (рис. 7). Хотя этот вид симметрии не является простейшим, его следует упомянуть, так как радиально симметричные формы очень широко распространены в живой природе, особенно среди кишечнополостных.

Радиально симметричная фигура может быть совмещена сама с собой как посредством одних только отражений, так и посредством только поворотов. Существует, однако, такое расположение частей, при котором симметричная фигура не совмещается с собой отражениями и поворотами по отдельности, а может быть совмещена только при взаимозависимом осуществлении операций отражения и поворота вокруг оси, перпендикулярной плоскости отражения (зеркальный поворот, рис. 8). Результат зеркального поворота на 180° может быть достигнут также мысленным перенесением всех точек фигуры, расположенных по одну сторону от точки *O*, по прямым на противоположную сторону при сохранении прежних расстояний. Такое преобразова-

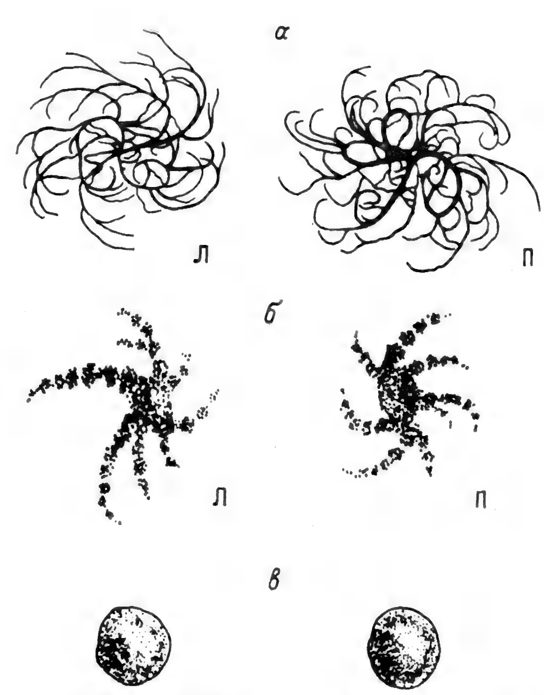


Рис. 6. Правые (П) и левые (Л) колонии *Bacillus mycoides*.

а — колонии с тонкими, длинными тяжами; б — колонии с короткими, расплывающимися тяжами; в — бестяжевые колонии, полученные от соответствующих тяжевых форм. Тяжевые колонии обладают осевой симметрией, бестяжевые — радиальной; «правизна» и «левизна» бестяжевых колоний морфологически не выражена.

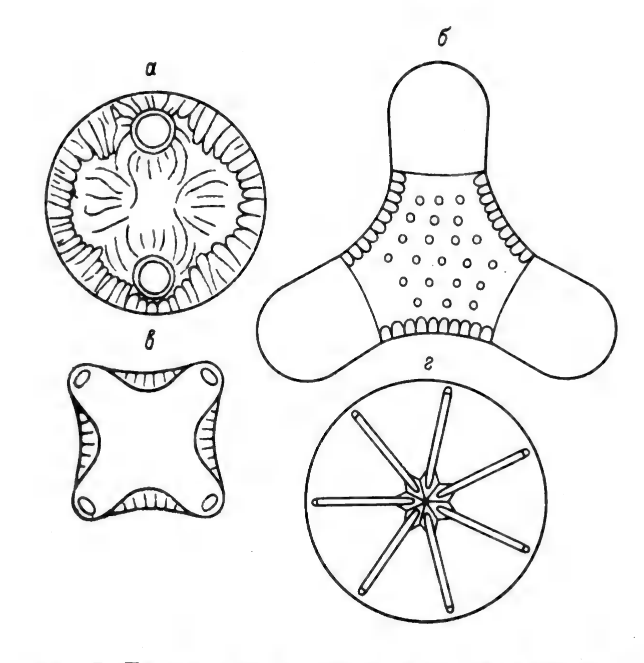


Рис. 7. Диатомовые водоросли, имеющие радиальную симметрию. Увел. 800 ×.

Радиальная симметрия: а — двулучевая, *Auliscus sculptus*; б — трехлучевая, *Triceratium trisulcum*; в — четырехлучевая, *Triceratium antediluvianum*; г — семилучевая, *Asterolampra vanheurckii*.

ние называется инверсией, а точка O — центром симметрии фигуры.

Фигура, имеющая зеркально поворотную ось 2-го порядка, всегда имеет также и центр симметрии, и потому безразлично, какой из этих двух элементов симметрии (ось или центр) мы выберем в качестве «основного» или «простейшего». Однако следует помнить, что фигуры, обладающие зеркально поворотными осями 4-го, 8-го, 12-го и т. д. порядков, т. е. кратными числу 4, центра симметрии не имеют. Это связано с тем, что повторенный дважды зеркальный поворот, например на 90° и 180°, включает двойное отражение фигуры в одной и той же плоскости, что эквивалентно тождественному преобразованию. Как показано на рис. 9, ориентации частей такой фигуры, расположенных под углом 180°, оказываются одинаковыми, и потому точка O центром симметрии не является.

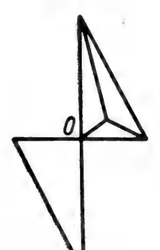


Рис. 8. Фигура с зеркально поворотной осью 2-го порядка, проходящей перпендикулярно плоскости чертежа. Точка O — центр симметрии.

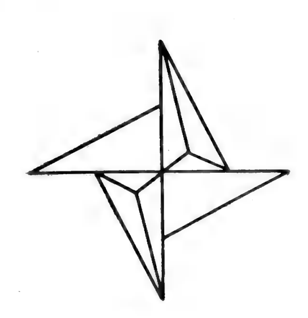


Рис. 9. Фигура с зеркально поворотной осью 4-го порядка, проходящей как и на рис. 8. Центра симметрии нет.

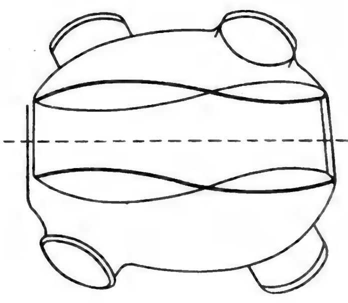


Рис. 10. Диатомовая водоросль *Cerataulus turgidus* (вид с пояска) с зеркально поворотной осью 4-го порядка. Зеркальная плоскость совпадает с плоскостью деления. Центра симметрии нет. Увел. 800 ×.

В противоположность атомам и молекулам, в симметрии которых зеркально поворотные оси встречаются очень часто, биологические объекты с такой симметрией представляют сравнительно редкое явление. Вероятно, по этой причине в биологических руководствах и учебниках о зеркально поворотной симметрии не упоминается, хотя этот вид симметрии является в такой же мере простейшим, как зеркальная и осевая симметрия. Примером

зеркально поворотной симметрии могут служить клетки диатомовых водорослей, относящихся к родам *Cerataulus* (рис. 10) и *Asterolampra* (рис. 11). Их симметрия исчерпывается зеркально поворотными осями 4-го и 14-го порядков.

Итак, в живой природе осуществлены все простейшие виды симметрии, свойственные геометрическим фигурам с особенной точкой, или розеткам. Для них свойственны следующие элементы симметрии: плоскость симметрии, ось симметрии 2-го, 3-го,

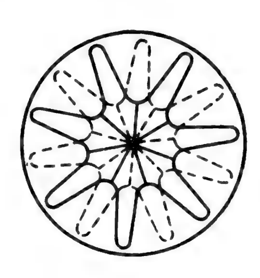


Рис. 11. Диатомовая водоросль *Asterolampra* (вид со створки) с зеркально поворотной осью 14-го порядка. Центр симметрии есть. Увел. 800×.

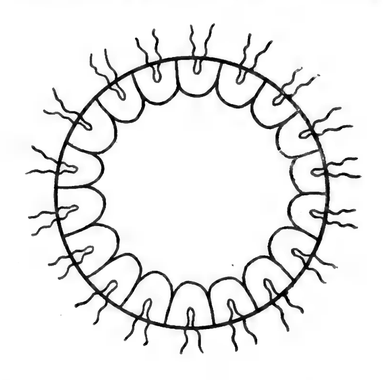


Рис. 12. Схематическое изображение многоклеточной зеленой водоросли вольвокс в разрезе.

В действительности число клеток, расположенных по периметру водоросли, гораздо больше.

4-го, ... порядков и зеркально поворотная ось 2-го, 4-го, 6-го, ... порядков. Более сложные виды симметрии таких фигур представляют собой комбинации рассмотренных простейших видов, и, как мы убедились на примере радиально симметричных форм, специфика живых тел не препятствует осуществлению этих комбинаций.

Фигура, имеющая все мыслимые элементы симметрии конечных геометрических фигур, или розеток, т. е. бесконечное множество плоскостей симметрии, бесконечное множество осей симметрии и центр симметрии, есть шар. Симметрией, которая очень близка к шаровой, обладают водоросль вольвокс (рис. 12), одноклеточное животное солнечник и другие организмы.

СТЕРЖНИ И СЛОИ

Обратимся теперь к фигурам, не имеющим особенных точек (их называют также бесконечными). Такие фигуры имеют свои специфические элементы симметрии, а именно — ось переносов, плоскость скользящего отражения и винтовую ось.

Ось переносов — это некоторая прямая, а также всякая параллельная ей прямая, вдоль которой фигура сдвигается на некоторое минимальное расстояние, называемое элементарным переносом, и в результате совмещается сама с собой.

Плоскость скользящего отражения — это плоскость, в которой производится отражение фигуры при каждом сдвиге ее вдоль прямой, параллельной плоскости, на расстояние, равное половине элементарного

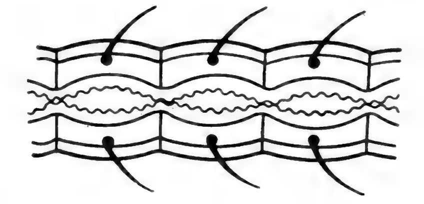


Рис. 13. Схематическое изображение участка ленточного червя. Отдельный метамер (проглоттида) асимметричен.

Рис. 14. Схематическое изображение участка кольчатого червя в продольном разрезе. Отдельный метамер зеркально симметричен.

переноса, в результате чего фигура совмещается сама с собой.

Винтовая ось — это прямая, относительно которой совершается поворот фигуры на некоторый угол, в то время как она также и сдвигается параллельно оси на некоторое расстояние, в результате чего вся фигура совмещается с собой. Винтовая ось содержит в себе ось переносов только в том случае, если угол поворота составляет рациональную часть полного оборота. В ином случае фигуру, обладающую винтовой симметрией, невозможно совместить саму с собой параллельным переносом на любое конечное расстояние.

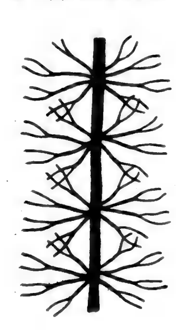


Рис. 15. Участок стебля роголистника. Отдельный метамер радиально симметричен. Естеств. вел.

Из всех этих определений вытекает, что важнейшим преобразованием, определяющим специфику симметрии бесконечных фигур, является параллельный перенос или сдвиг; симметрию любых бесконечных фигур вообще нередко называют поступательной, чтобы отличить ее от симметрии конечных фигур (розеток), не имеющей такого характера. Однако и сама поступательная симметрия может быть разной степени сложности. Полнота или совершенство симметрии бесконечных фигур определяется числом M осей переносов или винтовых осей, выступающих в них в качестве элементов симметрии. У всех фигур

с особенной точкой (розеток) названные элементы симметрии, разумеется, отсутствуют, т. е. у них $M=0$.

Простейший класс бесконечных фигур составляют такие, для которых $M=1$, они называются стержнями. Примерами небиологических стержней могут служить балки, трубы, бусы, пилы, кабели и т. п. В живой природе представлены все элементы симметрии бесконечных фигур, причем элементарную конечную фигуру, повторением которой в одном направлении создается бесконечный стержень, в биологии принято называть метамером. Само явление повторения частей (обычно имеют в виду повторение структур вдоль только одной, главной, или продольной, морфологической оси организма) называют метамерией.

Биологические объекты, симметрия которых исчерпывается осью переносов, изображены на рис. 13—15. Геометрические различия между ними заключаются в видах симметрии отдельных метамеров, рассматриваемых в качестве розеток. На рис. 16 приведен биологический объект, обладающий плоскостью скользящего отражения, а на рис. 17 — объект, обладающий винтовой осью 5-го порядка. Порядок винтовой оси определяется так же, как и порядок обычной оси симметрии.

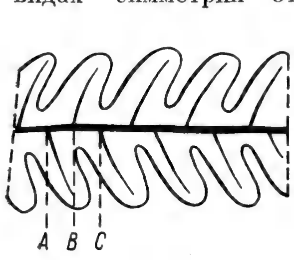


Рис. 16. Фрагмент листа папоротника.

AC — элементарный перенос; *AB*, *BC* — половины элементарного переноса. Фигура совмещается с собой при перемещении на половину элементарного переноса и отражении в плоскости, перпендикулярной плоскости чертежа и проходящей через центральную жилку.

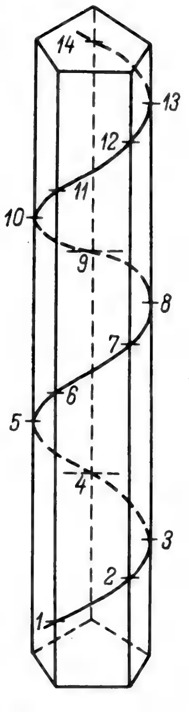


Рис. 17. Схема винтового расположения листьев на стебле подсолнечника.

Цифрами обозначены места прикрепления листьев в порядке их возникновения.

Разумеется, между небиологическими и биологическими объектами, имеющими симметрию стержней, существует лишь внеш-

нее, чисто геометрическое сходство. Живые стержни не только имеют концы, но и характеризуются тем, что эти концевые метамеры содержат уникальные структуры, не повторяющиеся в остальных метамерах. Кроме того, в биологических объектах метамеры не вполне равны друг другу: они закономерно различаются по морфо-физиологическим признакам, которые, как правило, отражают разницу в возрасте, существующую между последовательно возникающими метамерами.

Если бесконечная фигура обладает двумя осями переносов, являющимися элементами ее симметрии, то эти две оси определяют плоскость, обладающую тем свойством, что в ней лежит бесконечно много прямых, из которых каждая также является осью переноса как элементом симметрии. Это связано с тем, что результат двух произвольных переносов вдоль осей AB и BC (рис. 18) на расстояния, равные 1, 2, 3, . . . элементарным переносам, может быть достигнут также одним переносом вдоль оси AC, которая также, следовательно, является осью переносов. Оси переносов, которые возникают у фигуры, уже обладающей двумя определяющими осями переносов, не включаются в число M, которое для фигуры с такой симметрией, как на рис. 18, равно двум. Фигуры с двумя определяющими осями переносов называются слоями. Небиологические примеры слоев — это обои, паркет и т. п. Среди биологических структур симметрией слоев обычно обладают разного рода граничные мембраны, пленки и т. п. Среди самостоятельных организмов формы, обладающие двумерной симметрией (это другое название симметрии слоев), встречаются очень редко. Примером может служить своеобразная многоклеточная зеленая водоросль — водяная сеточка (рис. 19).

КРИСТАЛЛИЧЕСКИЕ ПРОСТРАНСТВА

Геометрические фигуры с тремя определяющими осями переносов ($M = 3$) составляют класс фигур наивысшей симметрии; они называются кристаллическими пространствами или просто пространствами, однако в последнем случае следует отличать «пространство» как симметричную геометрическую фигуру от «пространства» в качестве физической реальности: физическое пространство не обязательно должно быть симметричным. Среди кристаллических пространств различают так называемые континуумы и дисконтинуумы; континуумы отличаются от дисконтинуумов только тем, что в них элементарные фигуры и расстояния между ними принимаются бесконечно малыми.

Если стержень создается повторением некоторого метамера вдоль одной оси (или в одном измерении), а симметрия слоя — повторением некоторого элементарного рисунка или ячейки в двух измерениях, то симметрия дисконтинуума создается повторением или приложением некоторой элементарной ячейки конечных раз-

меров в трех измерениях. Таким образом, кристаллические пространства — это фигуры, обладающие трехмерной симметрией. В кристаллическом пространстве должна наблюдаться повторяемость во взаимном расположении частей во всех трех измерениях. Это требование накладывает определенные ограничения на вид симметрии тех элементарных ячеек, из которых состоит кристаллическое пространство. Так, например, эти ячейки не могут иметь оси симметрии 5-го и выше 6-го порядков. В этом легко убедиться на двумерной модели. Лист бумаги можно разбить на правильные треугольники, четырехугольники, шестиугольники так, чтобы между их сторонами не осталось промежутков.

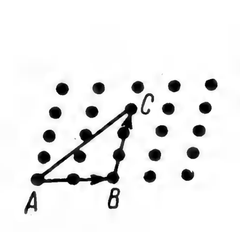


Рис. 18. Бесконечная фигура с двумя определяющими осями переносов.

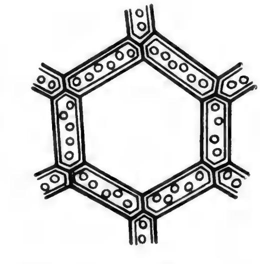


Рис. 19. Ячейка таллома водоросли Водяная сеточка.

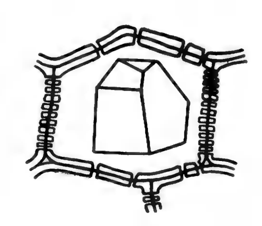


Рис. 20. Клетка из древесины стеркулии с одиночным кристаллом оксалата кальция.

Но попробуйте с учетом этого условия разделить лист на правильные пяти-, семи-, восьмиугольники и т. д. Этого сделать нельзя, и отсутствие в кристаллах осей симметрии 5-го, 7-го, 8-го, 9-го и более порядков не есть специфическая особенность неживой природы, как иногда полагают, а общее геометрическое свойство трехмерной симметрии бесконечных фигур. Любые кристаллы — как неживые, так и возникающие в живом организме — не могут обладать осями названных порядков; с другой же стороны, любые конечные фигуры (розетки) — как живые, так и неживые — могут обладать осями симметрии любого порядка. Поскольку число видов симметрии элементарных ячеек, составляющих кристаллическое пространство, ограничено, постольку конечным оказывается и число видов симметрии самих дисконтинуумов, т. е. способов заполнить без промежутков «пустое» пространство телами так, чтобы всюду взаимное расположение тел оставалось бы неизменным. Вывод всех видов симметрии дисконтинуумов представляет собой геометрическую задачу, имеющую важное значение для кристаллографии; она была решена в прошлом веке главным образом Е. С. Федоровым и Шенфлисом.

Кристаллические тела биогенного происхождения, т. е. возникшие в результате жизнедеятельности, нередко можно встретить в организме (рис. 20). Как правило, они представляют собой запасные питательные вещества или же экскреты и, следовательно, исключены из процесса активного обмена веществ. Тем не менее присутствие их в организмах позволяет утверждать, что трехмерная симметрия не ограничивается исключительно телами неживой природы, а вполне может проявляться также и в биологических объектах.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ СИММЕТРИИ ОРГАНИЗМОВ

Мы рассмотрели все основные виды симметрии — от самых простых до самых сложных — и некоторые их комбинации и убедились, что в каждом случае можно найти биологические объекты с требуемой симметрией. Следовательно, *в живой природе существуют все основные виды симметрии, которые возможны по геометрическим соображениям.* Иначе говоря, между симметрией тел абиогенного и биогенного происхождения никаких существенных различий не наблюдается. Как следует понимать этот вывод? Не означает ли он, что идентичность симметрии каких-либо двух тел свидетельствует об их глубоком внутреннем сходстве, об идентичности сил, которые обусловили симметрию этих тел? Короче, имеется ли общий для всей природы способ возникновения симметрии (равным образом это относится к асимметрии и диссимметрии)? Современная биофизика на этот вопрос отвечает отрицательно. Для этого у нее имеются серьезные основания. Иллюстрируя биологическими примерами различные виды симметрии, мы очень часто использовали с этой целью клетки диатомовых водорослей. Действительно, среди диатомовых водорослей можно встретить представителей любой симметрии, как конечных, так и бесконечных фигур. Но диатомовые являются очень узко специализированной ветвью растительного царства, и они очень сходны по биологическим характеристикам. С другой стороны, столь несходные в биологическом смысле группы организмов, как печеночные мхи, насекомые и млекопитающие, имеют одну и ту же симметрию — зеркальную. Радиальная симметрия характерна для значительной части диатомовых водорослей, кишечнополостных и иглокожих, которые также чрезвычайно далеки друг от друга биологически. Далее, вид симметрии может резко изменяться в процессе индивидуального развития. Например, у морского ежа дробящееся яйцо имеет радиальную четырехлучевую симметрию; личинка диплеврула имеет сначала радиальную двулучевую, а затем зеркальную симметрию; взрослое животное вновь принимает радиальную, но уже пятилучевую симметрию или может стать и вовсе асимметричным.

Совершенно очевидно, что сам по себе вид симметрии организма не дает оснований судить о его биологических особенностях. Еще хуже в этом смысле обстоит дело, если не сказано, является ли объект, вид симметрии которого известен, биологическим. Симметрия организма и неживого тела может быть одинаковой, но возникает она на разной основе. В живой природе симметрия розеток порождается не приложением равных частей друг к другу, а равенством скоростей роста в разных направлениях. О существенном своеобразии поступательной симметрии в живой природе мы уже говорили ранее. Как возникновение, так и нарушение симметрии в живых системах следует рассматривать как результат деятельности биофизических механизмов, регулирующих направление и интенсивность процессов роста и дифференцировки в специфических внутренних и внешних условиях. О природе процессов, приведщих к той или иной симметрии биологического объекта, нельзя делать никаких заключений, которые основывались бы только на его геометрической форме.

Итак, сходство двух тел или даже двух биологических объектов по виду симметрии есть поверхностное, внешнее сходство, отнюдь не доказывающее сходства тех сил или причин, которые вызвали данную симметрию. Поэтому следует особенно подчеркнуть, что отсутствие существенных различий между *симметрией* тел абиогенного и биогенного происхождения не означает отсутствия существенных различий между самими живыми и неживыми телами. К тем различиям между организмами и кристаллами, с описания которых мы начали изложение материала, теперь можно прибавить еще одно. А именно, кристаллические тела, хотя они и могут возникать биогенным путем, всегда являются не более чем структурными частями, лишенными биологической самостоятельности. Живой организм в целом никогда не имеет кристаллического строения, так как трехмерная симметрия исключает возможность дифференцировки частей. Осуществленная на атомно-молекулярном уровне, она делает внутреннюю область кристалла недоступной для проникновения других молекул и тем самым исключает возможность обмена веществ в ней. Можно было бы определить живое тело как такое, в котором непременно должна присутствовать часть, нарушающая трехмерную симметрию, в отличие от неживого тела, для которого это условие необязательно. Однако этот критерий, очевидно, не позволяет отличать живые тела от неживых аморфных или вообще некристаллических тел.

Глава 2

Симметрия и изомерия

ФИГУРЫ СМЕШАННОЙ СИММЕТРИИ

Мы уже знаем, что вследствие универсальности, всеобщности геометрических представлений о симметрии одной и той же симметрией могут обладать объекты разной природы. Можно ожидать, что существует и обратное явление, когда один и тот же объект совмещает или воплощает в себе разные виды симметрии. Когда мы рассматриваем биологические объекты, это ожидание в полной мере оправдывается. На рис. 21 изображена клетка диатомовой водоросли, контур которой имеет радиальную симметрию с осью 3-го порядка, а совокупность овальных скульптурных элементов — радиальную симметрию с осью 5-го порядка. Таким образом, здесь наблюдается смешанная радиальная симметрия.

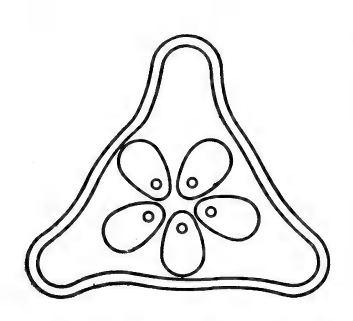


Рис. 21. Диатомовая водоросль *Triceratium quinqueguttatum*. Вид со створки. Увел. 800 ×.

В целом фигура смешанной симметрии, как правило, не может быть разделена на равные части и, следовательно, является асимметричной. Но ее, очевидно, нельзя считать бесформенной, лишенной какой бы то ни было упорядоченности. Можно сказать, что такая фигура состоит из разнородных частей, причем тип упорядоченности, свойственный частям каждого рода, характеризует «частную симметрию» фигуры. Разумеется, каждый род частей, входящих в состав фигуры смешанной симметрии, не должен непременно характеризоваться какой-либо симметрией; части того или иного рода могут быть совсем асимметричными или асиммет-

рично расположенными. В этом случае в биологическом объекте имеется структура, которая своей формой или положением в теле нарушает симметрию, создаваемую другими входящими в состав объекта структурами. Примером может служить строение скелета правильного морского ежа: общая пятилучевая симметрия нарушается асимметрично расположенной, представленной в единственном числе структурой — мадрепоровой пластинкой (рис. 22).

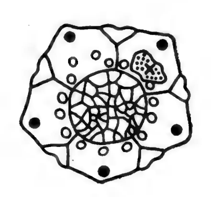


Рис. 22. Апикальная система панциря правильного морского ежа *Echinus esculentus*.

Крестиком отмечена мадрепоровая пластинка.

В строении неправильного морского ежа, часть скелета которого изображена на рис. 23, отчетливо видно смешение не только осей симметрии разных порядков (4-го и 5-го), но даже разных видов

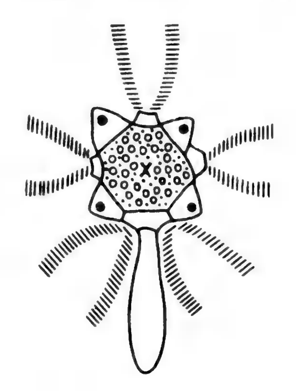


Рис. 23. Апикальная система панциря неправильного морского ежа *Pygaster umbrella*.

Крестиком отмечена мадрепоровая пластинка.

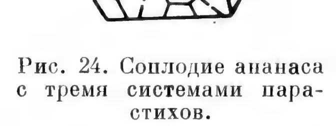


Рис. 24. Соплодие ананаса с тремя системами парастихов.

Система *I* состоит из 13 парастихов, ориентированных по часовой стрелке, если смотреть со стороны основания соплодия; *II* — из 8 парастихов, ориентированных против часовой стрелки; *III* — из 5 парастихов, ориентированных по часовой стрелке.

симметрии — зеркальной и радиальной.

Примером смешанной осевой симметрии могут служить верхушки побегов и производные структуры (соцветия, соплодия). Контуры элементов, из которых состоят эти структуры, т. е. листовых зачатков, цветков, плодов, чешуй (в шишках, см. рис. 1), ориентируются по кривым линиям, называемым парастихами. В результате вся структура приобретает ось симметрии, порядок которой равен числу парастихов, ориентированных одинаковым

образом. Однако в каждой структуре имеется более одной системы парастихов. Обычно имеются две системы, причем в одной из них парастихи ориентированы по часовой стрелке, а в другой — против нее (см. рис. 1). Число тех и других неодинаково, поэтому структура имеет фактически смешанную осевую симметрию. На рис. 24 изображено соплодие ананаса, где можно различить 3 системы парастихов, причем частные симметрии соплодия суть оси 5-го, 8-го и 13-го порядков. Из них парастихи первой и третьей системы направлены в одну сторону, а парастихи второй — в противоположную.

Примеры смешанной симметрии в живой природе, число которых каждый может без труда увеличить, показывают, что расположение частей в организме в общем случае подчиняется каким-то иным закономерностям, а не простым геометрическим отношениям симметрии. Изучение закономерностей строения и формообразования организмов — это не геометрическая, а биологическая задача, хотя при ее решении использование геометрических представлений безусловно необходимо.

АНТИСИММЕТРИЯ

Попытаемся разъяснить с помощью геометрических представлений понятие об антисимметричных фигурах, которые обычно представляют как совместимо равные в геометрическом смысле, но противоположные по каким-либо негеометрическим свойствам (символически эту противоположность передают так, что одну фигуру изображают черной, а другую — белой). Между тем антисимметрию, которая широко распространена в живой природе, вполне можно рассматривать, не прибегая к негеометрическим представлениям, как один из случаев смешанной симметрии — как смешанную зеркальную симметрию.

На рис. 25 изображены две асимметричные фигуры *а* и *б*, каждая из которых состоит из пары соединенных определенным образом асимметричных тетраэдров. Фигуры *а* и *б* обе асимметричны, однако между асимметрией той и другой существует некоторое различие. Если любую из половин фигуры *а* отразить в плоскости *P*, перпендикулярной плоскости чертежа (на рисунке показано отражение левой половины), то вся фигура станет зеркально симметричной. Этого не произойдет с фигурой *б* при выполнении той же операции. Точнее говоря, такую операцию над фигурой *б* выполнить нельзя, так как с этой фигурой не связана никакая плоскость, обладающая тем же свойством, каким обладает плоскость *P*, связанная с фигурой *а*. Плоскость *P* мы назовем «плоскостью зеркального полуотражения», учитывая, что отражению в ней подвергается только половина фигуры. Вообще всякую плоскость будем считать плоскостью зеркального полуотражения, если отражение в этой плоскости любой из половин

асимметричной фигуры нечетное число раз обращает всю фигуру в зеркально симметричную. То, что фигура *б* не имеет, а фигура *а* имеет плоскость зеркального полуотражения, определяется, конечно, взаимным расположением частей, из которых состоит каждая из этих фигур.

Полуотражение не является в действительности операцией симметрии, а плоскость зеркального полуотражения не является действительным или актуальным элементом симметрии, так как в результате полуотражения фигура не совмещается сама с собой. Но эту плоскость можно рассматривать как некий потенциальный элемент симметрии, поскольку полуотражение приводит к появлению в фигуре актуального элемента симметрии — обычной зеркальной плоскости.

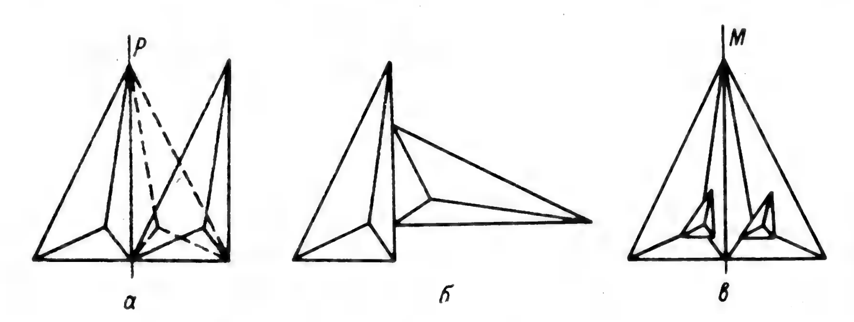


Рис. 25. Схема, поясняющая антисимметричность.

Рассмотрим теперь фигуру *в*, изображенную на рис. 25. Эта фигура содержит разнородные части: одни, расположенные симметрично относительно плоскости *М*, которая проходит перпендикулярно плоскости чертежа, и другие, меньшие, расположенные несимметрично относительно *М*. Однако если рассматривать эти меньшие части самостоятельно, то станет очевидно, что они расположены так, что *М* является для них плоскостью зеркального полуотражения. Таким образом, в плоскости *М* совпадают плоскости зеркального отражения и полуотражения. Фигуру, содержащую плоскость, которая обладает такими свойствами, как описанная плоскость *М*, назовем фигурой смешанной зеркальной симметрии. Смешанная зеркальная симметрия интересна, в частности, тем, что она позволяет ввести еще один вид равенства наряду с совместимым и зеркальным. Поскольку половины фигуры *в* содержат части только двух родов — одни совместимо равные в обеих половинах, а другие зеркально равные, — постольку и сами половины фигуры целесообразно рассматривать как «равные» (антиравные). Фигура *в* на рис. 25 как раз и является примером антисимметричной фигуры.

В живой природе примером антисимметричного объекта может служить тело насекомого. Внешне тело насекомого является зеркально симметричным, можно, казалось бы, предположить, что и по внутреннему строению правая и левая половины его тела являются зеркально равными, т. е. содержащиеся в них асимметричные или дисимметричные структуры равны по числу и обратны по форме. В действительности же наблюдается иная картина. Насекомые не имеют легких, и газообмен у них совершается посредством многочисленных воздухоносных трубок (трахей), пронизывающих все ткани. Остов трахеи состоит из спирально завитой хитиновой нити. Оказывается, что как в правой, так и в левой половинах тела насекомого, как правило, преобладает какая-либо одна конфигурация намотки хитиновых нитей, соответствующая либо правой, либо левой винтовой оси. Следует под-

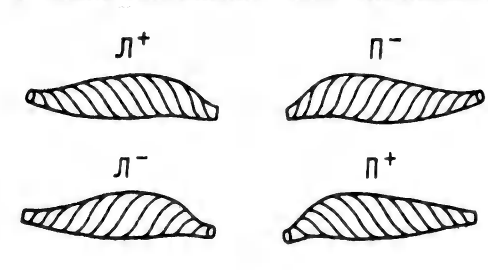


Рис. 26. Схематическое изображение вариантов трахей, встречающихся у насекомых.

черкнуть, что сами по себе очертания трахей зеркально симметричны и речь идет исключительно о направлении закручивания хитиновых нитей, которое оказывается по преимуществу или даже почти исключительно однотипным во всем теле насекомого независимо от его зеркальной симметрии. На рис. 26 схематически изображены варианты трахей, противоположных как по общим очертаниям (Л или П), так и по ориентации хитиновой спирали. Знак плюс соответствует спирали, которую принято называть правой, знак минус — левой спирали. Особь насекомого типа Л$^+$П$^-$ или Л$^-$П$^+$ имела бы плоскость симметрии. Такие особи в исследованных видах насекомых не обнаружены. Существующие особи имеют строение Л$^+$П$^+$ или же Л$^-$П$^-$ и характеризуются наличием как плоскости симметрии, так и плоскости зеркального полуотражения.

Другим примером антисимметрии, где антисимметричными объектами являются уже не части тела одной и той же особи, а самостоятельные организмы, может служить повсеместно распространенная ряска малая — однодольное растение с очень упрощенной организацией. Особь, или щиток ряски, представляет собой листоподобную пластинку длиной 4—5 мм, плавающую на поверхности воды. Верхняя сторона пластинки покрыта эпидермисом с устьицами, на нижней стороне устьиц нет, но зато имеется придаточный корень. В ткани щитка имеются две полости (кармашки), расположенные ближе к узкому, проксимальному концу, посредством которого каждая особь присоединяется в процессе развития

к своей материнской особи. На противоположном более широком и округлом конце щитка, дистальном, клетки прекращают деление и начинают дифференцироваться раньше, чем на проксимальном. Каждый дочерний щиток возникает и проходит первые стадии развития в кармашке материнского, к внутренней стенке которого он прикреплен своим проксимальным концом, как показано на рис. 27. В ходе развития в нем закладываются щитки следующего вегетативного поколения, а в последних — дальнейшего и т. д., так что к моменту естественной изоляции щитка, наступающей в результате разрушения клеточного тяжа, связывающего его с материнским, он представляет собой не индивидуальный щиток, а

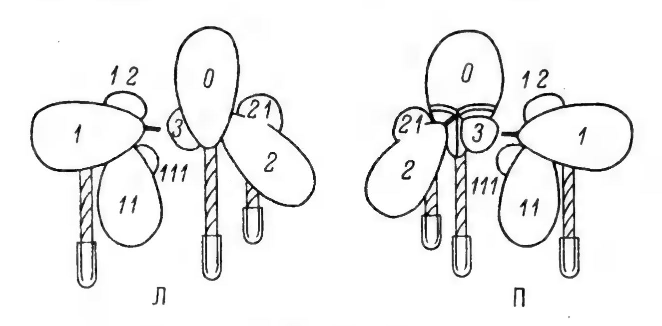


Рис. 27. Левая (Л) и правая (П) колонии ряски в момент естественной механической изоляции первого дочернего щитка *1* от исходной материнской особи *0*. Вид сверху. Увел. 3 ×.

У исходной особи правой колонии верхние стенки кармашков удалены, чтобы показать, как к ней присоединяются дочерние щитки. Цифровые обозначения показывают историю происхождения соответствующей особи, например, особь 1 2 (читать «один, два», а не «двенадцать») есть вторая дочерняя от первой дочерней от исходной; обозначение исходной особи везде опущено.

колонию, т. е. совокупность определенным образом соединенных щитков разного возраста, принадлежащих к нескольким вегетативным поколениям.

Каждая особь ряски продуцирует дочерние щитки так, что они вырастают из ее кармашков поочередно с интервалом 4 сут., поэтому каждому щитку можно приписать порядковое число, показывающее, каким по счету дочерним от ближайшего материнского он является. В зависимости от того, из какого кармашка — левого или правого — вырастают нечетные (опережающие) щитки 1, 3, 5, ..., данная форма ряски называется левой или правой (рис. 27). Очертания Л- и П-колоний, находящихся на одинаковой стадии развития, оказываются зеркально равными. Контуры отдельных Л- и П-щитков также зеркально равны, а если ряска цветет, то единственный цветок, который развивает каждая особь, располагается на ее четной стороне, т. е. в правом поло-

жении у Л-формы и в левом положении у П-формы. Разумеется, чтобы однозначно определять правую и левую стороны щитка, его всякий раз нужно мысленно располагать так, как расположен исходный щиток на рис. 27. Но различия между Л- и П-формами не зависят от положения щитков или колоний в пространстве: они не могут быть совмещены поворотами или переносами, какие бы положения мы им ни придавали.

Энантиоморфность Л- и П-ряски не является полной, ее нарушает расположение клеток в придаточном корне, который имеется у каждой особи. Ряды клеток, составляющих корень, расположены по спиралям, т. е. элементом симметрии корня является винтовая ось высокого порядка. Оказывается, что у всех особей ряски — как Л, так и П — винтовая ось корня имеет одну и ту же конфигурацию, которую принято называть правой. Особи ряски с левовинтовым корнем в природе не обнаружены. Конфигурация корня некоторых щитков схематически изображена на рис. 27. Вполне очевидно, что называть описанные формы ряски «левой» и «правой» можно только в определенном условном, а не в строгом геометрическом смысле; в действительности эти формы не энантиоморфны, а антиравны одна другой.

ИЗОМЕРИЯ

Широкое распространение в живой природе объектов со смешанной симметрией, в том числе антисимметричных, делает очевидным факт, что одних только геометрических критериев сходства или различия явно недостаточно для выражения биологической близости или отдаленности организмов и их частей. Биологические объекты состоят из структурных единиц (клеток, органоидов, макромолекул) разных типов, причем, как мы видели на примере раковины диатомовой водоросли (рис. 21) или трахей насекомого, структуры, имеющие один и тот же химический состав, могут иметь в одном и том же объекте разную симметрию. С другой стороны, структуры разных типов (такие, как трахеи, если говорить об их общей форме, мускулатура, покровы и другие структуры у насекомых) могут иметь одну и ту же симметрию, в данном случае зеркальную.

До сих пор мы выделяли части, руководствуясь прежде всего геометрическими соображениями, но такой подход, как видно, не вполне соответствует специфике биологических объектов, во всяком случае он не является единственно возможным. Можно выделять в организме части, исходя из того, что известно об их функциональном, физиологическом назначении, которое в конечном счете определяется их биохимическим своеобразием. Одним из важнейших критериев биологической близости или гомологичности структур и является их идентичность по признаку специфического качества, т. е. сходный химический состав. В расположении частей

как одинакового, так и различного специфического качества вовсе не непременно должна наблюдаться симметрия. Если она имеется, то это, конечно, облегчает изучение строения организма, но отсутствие симметрии не делает такое изучение невозможным. Биологи используют в качестве основного понятия для описания строения организма понятие морфологической оси, в котором заключена идея поступательной асимметрии, так как всегда предполагается, что вдоль морфологической оси размещены части, имеющие различное специфическое качество. Даже в тех редких случаях, когда наблюдается гомополярность морфологической оси, т. е. когда на ее концах располагаются одинаковые в биологическом смысле части, все же существуют различия между концевыми и промежуточными частями, так что всякая гомополярная морфологическая ось может быть представлена в виде пары асимметричных гетерополярных осей, составленных вместе.

Итак, части организма могут, вообще говоря, располагаться несимметрично. В этом случае, если какие-либо две части поменяются местами, то это всегда можно заметить и отличить один организм от другого по признаку различия во взаимном расположении частей при неизменности самих частей. Существует весьма общий термин, которым обозначаются различия такого рода. Объекты, состоящие из одинаковых частей, но различающиеся взаимным расположением последних, а в более широком понимании — взаимным расположением или числом их, называются изомерами. Содержание этого термина определяется тем, какие объекты и части мы имеем в виду, а также тем, какими критериями одинаковости или неодинаковости мы пользуемся. Для биологов критерием одинаковости служит критерий специфического качества, части выбираются так, чтобы их размеры превышали неточность процессов формообразования, в которых определяются положение и границы соответствующих структур. Например, не имеет смысла сравнивать изомерные формы микоидес (рис. 6), определяя положение отдельных клеток, так как неточность в расположении клеток заставила бы сделать вывод, что все вообще колонии различаются по конфигурации.

Примерами изомерии могут служить всем известные нарушения комплектности органов или частей тела (двухголовые змеи, избыток или нехватка пальцев, позвонков и т. п.) или развитие органов на несоответствующем месте. Особым случаем изомерии является стереоизомерия, исключительно обусловленная различиями в пространственном расположении частей. Приведенные выше примеры энантиоморфных гомологичных структур и антиравных объектов являются вместе с тем иллюстрациями биологической изомерии.

Если в размещении частей в организме имеется симметрия, то мы не сможем заметить, поменялись симметричные части местами или нет. Измененное размещение частей, соответствующее не-

эквивалентным преобразованиям симметрии, можно отличить от первоначального только в том случае, если сделать части условно различными, пометив их каким-либо способом. Поскольку помеченные части различны, постольку можно рассматривать объект в измененном положении и объект, сохранивший первоначальное размещение частей, как объекты-изомеры. А поскольку эти метки все уже условны, постольку и изомерию таких объектов следует считать условной или фиктивной. Однако в действительности никакая симметрия, а в живой природе в особенности, не является математически идеальной, она всегда сопровождается бо́льшими или меньшими нарушениями. Это значит, что наши метки не являются совершенно условными, а им соответствуют некоторые реальные различия. Несовершенство или неполнота всякой реальной симметрии означает не что иное, как реальную возможность очень слабой, почти незаметной изомерии. Наряду с этим, разумеется, понятие изомерии охватывает изменения комплектности частей и такие их перемещения, которые не охватываются понятием симметрии.

ЛЕВЫЕ И ПРАВЫЕ ИЗОМЕРЫ

Существование энантиоморфных органов и частей тела — очевидный факт, в реальности которого каждый может убедиться на самом себе. Вместе с тем каждый знает, что эта энантиоморфность не бывает полной или совершенной, она всегда в той или иной мере нарушается. Всякое же нарушение энантиоморфности, или асимметрия, может, по геометрическим представлениям, осуществляться в двух вариантах, которые в свою очередь составляют энантиоморфную пару. Можно поэтому ожидать, что существование энантиоморфных по тем или иным признакам или деталям строения самостоятельных организмов представляет собой общебиологическое явление. Действительно, отчетливо выраженный энантиоморфизм обнаруживается на всех ступенях эволюции начиная от древнейшей группы организмов — сине-зеленых водорослей, которые живут на Земле более 3 млрд лет, — и кончая человеком. Любопытно, что в обоих случаях левизна-правизна выражается не только в асимметрии входящих в состав организма структур, но также и в асимметрическом характере совершаемых организмом движений. О предпочтительном использовании человеком какой-либо одной из двух возможных групп мышц для выполнения определенной операции много говорить не приходится. Что же касается сине-зеленых водорослей, то эти организмы, представляющие собой тонкие, очень длинные упругие нити, движутся активно и сравнительно быстро, как бы ввинчиваясь в среду. Помещенные на поверхность агаровой пластинки, обладающей достаточной прочностью, нити сине-зеленой водоросли ползут по ней, оставляя спиральный след в виде бороздки. Одни формы всегда ползут в

направлении часовой стрелки, другие же, нередко физиологически близкие к ним, — против нее. Какого-либо приемлемого биофизического объяснения этого явления, да и самого механизма движения водоросли не существует.

Примером лево-правой изомерии, не связанной с активным перемещением организмов по субстрату, может служить правизна-левизна колоний микоидес (рис. 6). Клетки этого микроорганизма не способны к активному движению посредством каких-либо специальных локомоторных приспособлений; они перемещаются только благодаря росту и размножению. Оказывается, что и при этих пассивных, ростовых движениях концы бактериальных нитей описывают винтовые линии, которые у правых и левых тяжевых форм микоидес имеют противоположную ориентацию. Вероятно, противоположный характер ростовых движений имеет какое-то выражение в строении самих клеток или их оболочек. Можно надеяться, что между мутантами микоидес, характеризующимися разной морфологией колоний, существуют биохимические различия, но пока нет твердо установленных экспериментальных фактов в пользу этой гипотезы.

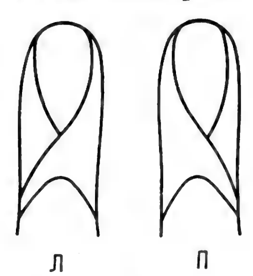


Рис. 28. Перекрывание краев первого настоящего листа у левых (Л) и правых (П) проростков злаковых.

У очень многих растений и животных право-левая изомерия выражается в явной структурной, анатомической противоположности соответствующих организмов. Например, у проростков злаковых края первого настоящего листа могут перекрываться двояким образом, как показано на рис. 28. Как раз по отношению к таким энантиоморфным растениям ячменя и других злаковых термин «изомерия» был впервые в биологической литературе использован Комптоном в 1910 г. Перекрывание краев наблюдается и у последующих листьев, но способ перекрывания обращается всякий раз при переходе от предыдущего листа к последующему. Поэтому левым растением является такое, у которого нечетные листья имеют левую конфигурацию, а четные — правую. Аналогично определяется и правое растение. Периодическое обращение конфигурации в ряду последовательно возникающих однотипных биологических структур — это весьма широко распространенное в природе явление, называемое антидромностью. Чередование левых и правых листьев у злаковых, а также у комнатного растения традесканции и других является одним из примеров антидромности. Другим примером может служить закономерное обращение спирали листорасположения в процессе ветвления, которое у некоторых растений происходит всякий раз при возникновении боковых побегов 1-го, 2-го и последующих порядков. Несомненно, конфигурация последующего листа или метамерной структуры зависит от конфигура-

ции предшественника. Неизвестно, однако, посредством какого биофизического механизма осуществляется эта зависимость. Следует иметь в виду, что правильное чередование конфигураций нередко нарушается, как если бы в устройстве соответствующего механизма был предусмотрен, так сказать, некоторый значительный процент «неправильных команд».

Примером антидромности в животном мире служит правильная смена дексио- и леотропных делений в спиральном дроблении яиц у червей и моллюсков. Дексиотропным называют такое деление, при котором анимальная часть протоплазмы каждого делящегося бластомера сдвигается по часовой стрелке, если смотреть на яйцо с анимального полюса (спереди). При леотропном делении анимальные части бластомеров сдвигаются против часовой стрелки. Спиральное дробление существует в двух вариантах — правом и левом. При правом спиральном дроблении нечетные деления дробления (первое, третье и т. д.) дексиотропны, а четные — леотропны. При левом спиральном дроблении, наоборот, нечетные деления леотропны, а четные — дексиотропны. Правильное чередование леотропных и дексиотропных делений вскоре нарушается, например в шестом делении дробления у правой формы моллюска *Crepidula*, следовательно, при возникновении бластомеров, которые должны получаться посредством леотропных делений, некоторые вполне определенные бластомеры всегда делятся дексиотропно. В дальнейшем спиральный характер дробления нарушается все сильнее и вскоре полностью утрачивается. Тем не менее, противоположный характер дробления явно связан с энантиоморфностью соответствующих организмов в зрелом состоянии (рис. 29).

Явлению антидромности противостоит гомодромность, т. е. сохранение конфигурации в ряду последовательно возникающих родственных биологических объектов. Примером гомодромного организма может служить ряска. Левизна или правизна колонии ряски, описанная выше (см. рис. 27), не является временным, преходящим ее состоянием: все дочерние щитки, как четные, так и нечетные, сохраняют порядок развития и асимметрию, свойственную материнской особи. Таким образом, имеются левые и правые клоны рясковых, которые способны сохранять свои конфигурационные особенности сколь угодно долгое время, так как вегетативное размножение обеспечивает ряске сколь угодно долгое воспроизведение. Биологический механизм гомодромности на сегодняшний день столь же загадочен, как и механизм антидромности.

Среди асимметричных или диссимметричных форм, встречающихся в живой природе, имеется немало и таких, зеркальные двойники которых отсутствуют или по крайней мере встречаются столь редко, что их не удалось до сих пор обнаружить. Обычные вьюнки, лианы, цветки некоторых растений, а также многие виды моллюсков, по-видимому, всецело представлены в природе только

одной модификацией из двух геометрически возможных. Почему природа наложила запрет на появление зеркальных изомеров среди представителей одних биологических видов и разрешила их существование в других видах, неизвестно. Но в живой природе вообще существует гораздо меньшее разнообразие форм по сравнению с физически возможным. Нет никаких оснований предполагать, что отсутствие некоторых зеркальных изомеров вызвано более глубокими причинами, чем отсутствие, скажем, млекопитающих, которые имели бы известковую раковину, или летающих гидр, или других не созданных природой организмов. Вполне возможно, что гены, обеспечивающие развитие противоположной конфигурации, оказались в этих случаях сцепленными с генами, вызывающими неблагоприятные или летальные (смертельные в данных условиях) мутации, и потому были устранены в процессе эволюции.

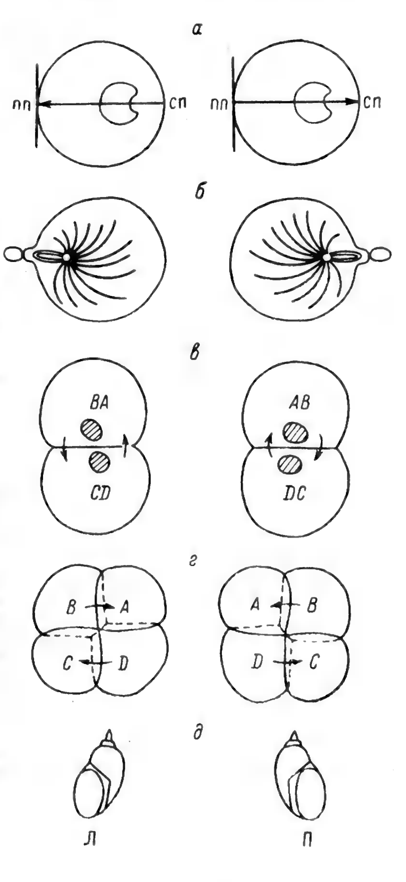


Рис. 29. Созревание яиц и начальные стадии дробления у левых (Л) и правых (П) моллюсков (по Конклину, 1903 г.).

сп — свободный полюс; пп — полюс прикрепления. *Стрелка* указывает вероятное место выхода полярных телец; на рис. *в* и *г* стрелки указывают направление делений. Квадранты яйца помечены буквами *A*, *B*, *C*, *D*. На рис. *а* и *б* главная (передне-задняя) ось лежит в плоскости чертежа, на рис. *в* и *г* — перпендикулярно плоскости чертежа, так что яйцо видно сверху, со спинной стороны. На рис. *в* виден результат первого деления (леотропного у Л-моллюска и дексиотропного у П-моллюска). На рис. *г* показан результат второго деления (дексиотропного у Л-моллюска и леотропного у П-моллюска). На рис. *д* изображены раковины взрослых моллюсков.
На своих препаратах Конклин видел только радиальные звезды, а не спиральные, как на рис. *б*. Изображение лучей на рис. 29, *б* основано на непроверенных литературных данных.

В заключение остановимся на одном заблуждении, связанном с лево-правой изомерией в живой природе. Нередко наблюдается склонность объединять правые формы — независимо от их биологических свойств — именно как «правые» и противопоставлять их всем «левым» формам — будь то моллюски или спиральные утолщения в сосудах растений, или колонии микоидес, или что-либо другое. При этом открывается возможность для «обобщений» вроде того, что «правые» формы представлены по преимуществу организмами и структурами из мира животных, а «левые» — орга-

низмами и структурами из мира растений. Но при этом, очевидно, не учитывается, что обозначение какой-либо диссимметричной структуры как «правой» или «левой» вполне произвольно, определяется сложившейся научной и бытовой традицией и означает только несовместимость этой структуры с ее зеркальным отражением. Не существует «свойства правизны», которым обладали бы разнородные диссимметричные структуры, как например завитки колонии микоидес, завитки раковины моллюска и завитки стебля какой-нибудь лианы. Во всех этих случаях природа правизны разная. Нужно помнить, что симметрия и диссимметрия живых существ создается в процессах, о природе которых никаких заключений, основанных только на геометрической форме этих существ, делать нельзя.

Глава 3

Энантиоморфные организмы

АСИММЕТРИЯ И КОНФИГУРАЦИЯ

Эволюционное и хозяйственное значение признаков левизны-правизны, а также особенности проявления их в процессах индивидуального развития во многом определяются тем, являются ли эти признаки наследуемыми. Для изучения закономерностей наследования признаков левизны-правизны нужны самостоятельные левые и правые организмы. Но нередко, если некоторый биологический вид представлен Л- и П-формами, то в нем присутствуют или могут возникать также и симметричные С-формы. Следовательно, проблема наследования признаков левизны-правизны может включать два независимых вопроса: во-первых, наследуются ли различия между симметричными С-формами, с одной стороны, и асимметричными Л-, П-формами — с другой; во-вторых, наследуются ли различия между самими асимметричными формами, т. е. между конфигурацией Л и конфигурацией П? В дальнейшем, там, где речь идет о наследовании асимметрии, подразумевается первый вопрос, а там, где говорится о наследовании конфигурации, — второй.

МОЛЛЮСКИ

В большинстве видов брюхоногих моллюсков одна конфигурация (Л или П, см. рис. 29) резко преобладает по численнности представителей. Так, например, трудно найти правых особей среди обычных обитателей аквариумов, моллюсков физа, и левых — среди живородок, прудовиков и др. В некоторых видах, однако, имеется значительное число как Л-,так и П-особей, как например у среднеазиатского моллюска фрутицикола, 4 % особей которого являются левыми, а остальные 96% — правыми. Отдельные виды моллюсков, например из рода *Partula*, представлены в природе приблизительно равным числом П- и Л-особей. В этих

случаях, как правило, местообитания левых и правых форм различны, т. е. они занимают, как говорят, различные, хотя и соприкасающиеся или частично перекрывающиеся ареалы. Несмотря на довольно эффективную географическую изоляцию, левые и правые моллюски могут быть очень сходными по неконфигурационным морфологическим признакам. Так, левые и правые особи фрутициколы, обитающие в одинаковых экологических условиях, неразличимы по диаметру раковины, ее высоте, числу завитков и другим признакам.

Виды моллюсков, представленные Л- и П-особями, не включают симметричных особей, и потому вопрос о наследовании асимметрии у них недоступен исследованию. Что же касается конфигурации, то закономерности ее наследования были изучены наиболее детально у прудовика. Конфигурационные особенности каждой формы сохраняются при размножении «в себе», т. е. в пределах одной генетической линии. При скрещиваниях Л×П или П×Л все особи первого поколения принимают такую конфигурацию, какую имела материнская особь, а все особи второго поколения принимают правую конфигурацию. В дальнейшем, в третьем поколении, происходит расщепление, близкое к простейшему менделевскому расщеплению, — 3П : 1Л. Таким образом, гибридологический анализ показывает, что конфигурация прудовика определяется в основном одной парой генов, причем доминантным является ген, вызывающий проявление П-конфигурации. Задержка явлений доминирования и расщепления на одно поколение, т. е. описанный выше так называемый материнский эффект, объясняется тем, что конфигурация особи детерминируется уже на стадии незрелой яйцевой клетки — ооцита, так что проникающий в яйцо сперматозоид не может повлиять на порядок делений дробления и конфигурацию особи, вырастающей из этого яйца, он влияет только на состояние ооцитов в ее половых железах.

Энантиоморфизм моллюсков не раз давал пищу для предположения, что это явление обусловлено химической стереоизомерией генетических продуктов, входящих в состав энантиоморфных организмов, т. е. противоположным характером их асимметрии протоплазмы. Здесь мы должны сделать отступление и поговорить о явлении асимметрии протоплазмы, которое по традиции рассматривается в связи с проблемами левизны-правизны или симметрии в биологии.

НЕРАЦЕМИЧНОСТЬ МОЛЕКУЛЯРНЫХ КОМПОНЕНТОВ ПРОТОПЛАЗМЫ

До сих пор мы применяли термин «асимметрия» в геометрическом смысле как термин, означающий отсутствие у фигуры каких-либо элементов симметрии. Теперь нам придется учитывать,

что он может употребляться также и в статистическом смысле для обозначения неравенства чисел правых и левых молекул в их некоторой совокупности. Правыми (d) и левыми (l) называются такие молекулы-стереоизомеры, которые имеют одинаковый состав и одинаковую последовательность химических связей, но энантиоморфны по своей конфигурации. Различие между ними проявляется в том, что при освещении их поляризованным светом они вызывают закручивание плоскости поляризации в противоположных направлениях. Поэтому такую стереоизомерию называют еще «оптической изомерией» и говорят об изомерах как об «оптически активных». Следует помнить, что обозначения d и l указывают лишь на общность молекулярной структуры некоторого класса соединений, т. е. на типичную конфигурацию молекулы, но не на направление закручивания плоскости поляризации. Различные представители как правых, так и левых соединений могут быть оптически противоположными: например, правая глюкоза закручивает плоскость поляризация вправо, а правая фруктоза — влево.

Оптические стереоизомеры обычно способны химически взаимодействовать между собой, образуя новое химическое соединение — рацемат, которое отличается по своим химическим свойствам от исходных стереоизомеров-антиподов. Специфические свойства рацемата проявляются только в кристаллическом состоянии; в растворе он представляет собой не химическое соединение, а равномолекулярную «симметричную» смесь молекул-антиподов. Такую смесь, однако, нередко также называют рацемичной, или «рацематом». Вообще этот термин применяют не только к совокупностям молекул, но даже к популяциям и видам организмов, состоящим из равного числа Л- и П-особей. Поскольку из контекста обычно ясно, о чем в каждом случае идет речь, термины «рацемичный» и «нерацемичный» в таком широком значении очень удобны: в частности, «нерацемичность» является точным синонимом «асимметрии» в статистическом смысле слова.

Явление асимметрии протоплазмы заключается в том, что из двух сортов термодинамически равноценных энантиоморфных молекул аминокислот, углеводов и других веществ (правых и левых) в живых телах обычно имеется только один. Иными словами, многие химические соединения, входящие в состав живых тел, представлены резко нерацемичными совокупностями молекул.

Историю открытия этого явления начинают обычно с работ Бешана и Пастера, которые в середине прошлого века открыли явление оптической изомерии и установили, что живые организмы (плесневые грибы) избирательно поглощают один из стереоизомеров. В то время не были открыты методы абсолютного асимметрического синтеза, которые позволяют синтезировать из небиологических продуктов преимущественно один оптический изомер, что, по-видимому, способствовало переоценке значения

установленного свойства живых тел. Л. Пастер, а впоследствии и В. И. Вернадский видели в способности осуществлять абсолютный асимметрический синтез некое фундаментальное отличие живых тел от «косной природы», имеющее космическое значение. В настоящее время абсолютный асимметрический синтез осуществлен искусственно и взамен этих устаревших представлений выдвинуты следующие гипотезы возникновения нерацемичности.

1. Живые тела вначале были рацемичны; нерацемичность появилась позднее как случайная мутация и была закреплена естественным отбором, так как она способствовала ускорению биохимических реакций (Г. Ф. Гаузе).

2. Живые тела с самого начала были нерацемичны; нерацемичность либо возникла как случайная флуктуация в период предбиологической эволюции, либо была вызвана специфическими условиями (например, преобладанием на земле правого эллиптически поляризованного света), которые обеспечили природный асимметрический синтез (А. И. Опарин).

3. Живые тела, точнее молекулы генетического материала, дезоксирибонуклеиновой кислоты, или ДНК, с самого начала были нерацемичны; отсутствие левой ДНК, содержащей левую дезоксирибозу, есть следствие физических законов, определяющих некоторое различие волновых функций правых и левых молекул вообще, иначе говоря, отсутствие полной зеркальной симметрии между ними (Ю. Ямагата).

Гипотеза 1 представляется наименее вероятной. Поскольку в соответствии с ней на Земле должна была первоначально существовать рацемическая жизнь, естественно предположить, что мутации к правой и к левой нерацемичности должны были возникать в разных местах. И те, и другие должны были давать одинаковые преимущества нерацемическим организмам перед организмами рацемическими. Таким образом, должно было бы наблюдаться существование по меньшей мере двух групп нерацемических организмов: с преобладанием левых аминокислот и правых углеводов и с преобладанием правых аминокислот и левых углеводов. Это не соответствует действительности: все существующие организмы относятся к первой группе. Кроме того, редко случается, чтобы какая-либо значительная физиологическая особенность исчезала в результате естественного отбора бесследно. Ведь вполне можно допустить, что в некоторых экологических условиях замедленное течение биохимических реакций и соответствующих физиологических процессов окажется более выгодным, чем ускоренное. Группа рацемических организмов, если она вообще существовала, скорее всего сохранилась бы, хотя бы в виде немногих реликтовых форм. Однако ничего подобного не наблюдается. Наконец, и само физиологическое преимущество, о котором идет речь (ускорение стереоспецифических биохимических реакций), едва ли является важным фактором в эволюции видов,

так как ферментативные реакции вообще протекают с огромными скоростями.

Гипотезы 2 и 3 совершенно различны и обе вероятны, но только гипотеза 2 располагает некоторыми экспериментальными подтверждениями. Абсолютный асимметрический синтез естественной винной кислоты был осуществлен при воздействии на оптически неактивный исходный материал циркулярно поляризованного света. Кроме того, было показано, что в природных условиях на Земле преобладает правый циркулярно или эллиптически поляризованный свет. Гипотеза 3 основывается на допущении столь малых различий волновых функций левых и правых молекул пентоз, что их невозможно обнаружить средствами современной экспериментальной техники. Она будет принята или отвергнута при усовершенствовании физической измерительной аппаратуры.

Энантиоморфными биологическими объектами являются не только самостоятельные организмы, но и части организмов. Поэтому — раз явление асимметрии протоплазмы вообще имеет место — ясно, что морфологическая энантиоморфность этих частей не может быть обусловлена противоположным характером стереоизомерии составляющих их молекулярных компонентов. Что же касается химической стереоспецифичности самостоятельных Л- и П-организмов, то в работах А. Р. Кизеля и других, предпринятых по предложению В. И. Вернадского, было убедительно показано, что аминокислоты, выделенные из белков Л- и П-моллюсков, являются естественными левыми аминокислотами.

Предположение о чисто химической природе морфологической энантиоморфности Л- и П-организмов в настоящее время едва ли можно обосновать убедительными аргументами. Наиболее распространенной на сегодняшний день является гипотеза, предлагающая молекулярно-генетическое объяснение, согласно которому конфигурация организма определяется генетической информацией, записанной в виде специфической последовательности азотистых оснований в генетическом материале клетки — молекулах ДНК. Закономерности наследования конфигурации у моллюсков согласуются с этой гипотезой, хотя сейчас еще ничего неизвестно о природе первичного генного продукта, влияющего определенным образом на состояние ооцитов, и о способе его действия.

Молекулярно-генетическое объяснение, по-видимому, с успехом может быть применено при рассмотрении конфигурации колоний микоидес, конфигурации бобов у люцерны и в некоторых других случаях. Однако часто оно оказывается непригодным.

РАЗНОЦВЕТНЫЕ ЖУКИ И РАЗНОПАЛЫЕ КУРЫ

На рис. 30 схематически изображены особи жука-зерновки из рода *Bruchus*, которые в большинстве генетических линий украшены двумя черными точками на каждом надкрылье. Однако

среди них была выделена линия, в которой все самки имеют разноцветные надкрылья, — с двумя черными точками на одном и двумя красными точками на другом надкрылье. Эта разноцветность, или асимметрия, стойко наследуется в данной линии, проявляясь как рецессивный, сцепленный с полом признак. Однако конфигурация разноцветной самки не наследуется: среди потомков материнской особи любой конфигурации, как левой, так и правой, особи каждой конфигурации появляются в одинаковом числе.

Описанный пример наследования признаков левизны-правизны является очень типичным; во многих случаях нарушение зеркальной симметрии, т. е. асимметрия, передается половому потомству, но конфигурация ее не контролируется генетически и не наследуется. Одним из аналогичных примеров могут служить гибриды, получаемые при скрещивании четырехпалых и пятипалых кур. Гибридные особи имеют на одной ноге 4 пальца, а на другой — 5, однако пятипалой может с одинаковой вероятностью оказаться как правая, так и левая нога.

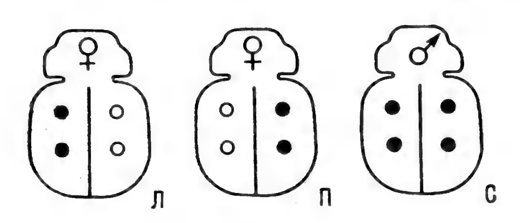


Рис. 30. Левая (Л), правая (П) и симметричная (С) особи жука-зерновки.

Подобные примеры можно рассматривать как проявление обычной ненаследственной изменчивости. Как известно, обладание тем или иным геном еще не гарантирует того, что соответствующий признак у данного организма примет вполне определенное количественное значение, так как на проявление признака влияют разнообразные внешние и внутренние факторы, которые могут усилить, ослабить или, вообще говоря, модифицировать его проявление. Таким образом, генотип определяет не точную количественную меру некоторого признака, а распределение ее во множестве особей. Если потомки любой особи из этого множества обнаруживают такое же распределение, то говорят, что между ними нет наследуемых различий по данному признаку или что изменчивость, которую они обнаруживают по данному признаку, является ненаследственной. В частном случае распределение может включать всего два класса; в наших примерах — это конфигурации Л и П. Если среди потомков как левых, так и правых организмов некоторое исходное отношение Л- и П-конфигураций сохраняется, то наличие той или иной конфигурации не является наследуемым признаком. Если же мы имеем три класса особей — левые (Л), правые (П) и симметричные (С) — и находим среди потомков каждого класса снова Л-, П- и С-особей в прежних долях, то следует сделать вывод, что не наследуются ни конфигурация особей, ни их асимметрия. Разумеется, для уста-

новления достоверности или недостоверности различий между распределениями необходимо умело пользоваться общепринятыми статистическими критериями.

ЯЧМЕНЬ

При ненаследственной изменчивости частота любого возможного проявления данного признака (к примеру, конфигурации Л или П) генетически предусмотрена, т. е. для любого организма данного генотипа как бы задана одна и та же вероятность возникновения некоторой конфигурации. Например, вероятность левой конфигурации для любой самки-зерновки в описанной линии $P_{Л} = 0.5$, а тем самым задана и $P_{П} = 1 - P_{Л} = 0.5$. Еще одним примером, в котором ненаследственный характер конфигурации доказан результатами скрещиваний, служит кокосовая пальма. Это растение существует в двух модификациях, противоположных по направлению спирали листорасположения, причем вероятности возникновения каждой из них одинаковы и равны 0.5.

Однако известны и такие случаи, когда левая и правая конфигурации не равновероятны, но тем не менее не наследуются. Например, во многих сортах ячменя наблюдается одно и то же отношение левых и правых (см. рис. 28) растений, равное 58Л : 42П. Это отношение сохраняется в потомстве как левых, так и правых растений, полученном в результате самоопыления каждой формы, т. е. для ячменя $P_{Л} = 0.58$ и $P_{П} = 0.42$. При таких обстоятельствах нельзя получить «сорт правого ячменя» или «линию левого ячменя», как это можно сделать в случае моллюсков, люцерны и т. п. Но все же левые и правые растения ячменя, вероятно, должны быть в некотором отношении более несходными, чем Л- и П-жуки-зерновки и другие Л-, П-организмы, противоположные конфигурации которых возникают при размножении с одинаковой вероятностью.

Левые и правые растения ячменя различаются по способности передавать потомству *свою* конфигурацию: левые растения более способны к такой передаче, чем правые, в потомстве которых преобладают особи противоположной конфигурации. Очевидно, в развитии всякого растения ячменя, независимо от конфигурации его родителей, должны создаваться внутренние условия, способствующие более частому проявлению левой конфигурации. Никто не знает, однако, в чем эти условия заключаются. Ясно только, что преобладание левой конфигурации не есть доминирование в генетическом смысле слова, так как само по себе проявление Л-конфигурации генетически не детерминировано; детерминирована, по-видимому, лишь вероятность ее проявления.

РЯСКА

До сих пор нам удавалось решать вопрос о наследовании конфигурации энантиоморфных организмов однозначно: конфигурация либо наследовалась (у моллюсков, люцерны и т. п.), либо

не наследовалась (у разноцветных жуков, разнопалых кур, кокосовой пальмы, ячменя и т. п.). Теперь же мы обратимся к объекту, для которого однозначное решение невозможно. Таким организмом является ряска — высшее однодольное растение, об антисимметрии которого уже говорилось (см. рис. 27).

Ряска размножается преимущественно путем почкования, т. е. вегетативно; вегетативное размножение вполне обеспечивает ей сколь угодно долгое воспроизведение как в лабораторной культуре, так и в природе, так как суровые зимние условия ряска переносит не в виде семян, а в виде более или менее специализированных вегетативных особей — турионов.

В нормальных условиях при вегетативном размножении частота спонтанных переходов к противоположной конфигурации или инверсий составляет у рясковых примерно 1 инверсию на 1000—100 000 обособившихся щитков, причем в вегетативном потомстве щитка-инвертанта его обращенная конфигурация наследуется с такой же стойкостью. Частота инверсий резко возрастает, если на ряску воздействовать ионизирующими излучениями. Облучение в дозе 6000 р вызывает у ряски малой наследственно стойкие инверсии более чем в каждом десятом выжившем щитке.

Говоря о выживших щитках, мы подразумеваем те особи, которые развились из зачатков, находившихся в момент облучения в кармашках облучаемой колонии и оставшихся жизнеспособными. Эти зачатки в момент облучения имеют неодинаковый возраст; оказывается, что инвертантами становятся по преимуществу те особи, зачатки которых в момент облучения были не самыми юными, а имели некоторый промежуточный возраст. Следовательно, в процессе развития щитка его способность передавать свою конфигурацию вегетативному потомку меняется, по крайней мере если судить по чувствительности этой функции щитка к радиационному воздействию. Эти и другие данные позволяют утверждать, что конфигурация новообразующегося щитка вновь детерминируется в каждом вегетативном поколении в результате взаимодействия его с другими зачатками и щитками колонии.

Наряду с левыми и правыми особями в культуре ряски могут возникать также симметричные особи, у которых дочерние щитки правой и левой стороны вырастают и изолируются синхронно. Симметричная форма ряски очень неустойчива: обычно уже все ее ближайшие дочерние особи, т. е. особи следующего вегетативного поколения, возвращаются к стабильному асимметричному состоянию.

Цветение у рясковых наблюдается столь редко, что находка цветущей ряски еще в начале нынешнего века считалась достойной упоминания в научной печати. Однако некоторые линии ряски, как оказалось, могут цвести и плодоносить не только достаточно

часто, но даже — в условиях лабораторной культуры — постоянно. Цветение не прерывает вегетативного размножения и не изменяет конфигурационных признаков цветущего клона.

Основой вегетативного размножения ряски, как и подавляющего большинства других организмов, размножающихся бесполым, или вегетативным, путем, является клеточное деление, или митоз. В процессе митоза происходит точное (за редкими исключениями) удвоение генетического материала клетки, сосредоточенного главным образом в ее хромосомах, и соответствующие хромосомы идентичных хромосомных наборов распределяются по дочерним клеткам. Все вегетативное потомство одной клетки или одной особи (клон) именно потому и тождественно по своим признакам, что оно содержит идентичный генетический материал. Если же при вегетативном размножении возникает особь, отличающаяся в каком-либо отношении от остальных и передающая свои специфические признаки своему вегетативному потомству, то появление этого субклона является результатом изменения порядка или числа нуклеотидов в генетическом материале исходной особи субклона, т. е. результатом мутации.

Левая или правая конфигурация ряски полностью соответствует представлению о наследуемом признаке: она характеризует все вегетативное потомство данной особи за редкими исключениями, которые, казалось бы, можно рассматривать как мутации; она реализуется или устанавливается на определенной стадии развития особи, удовлетворяя тем самым общему правилу, согласно которому разнообразные признаки проявляются в развитии организма в некоторой временной последовательности; ее стойкое обращение можно вызвать в значительной доле случаев, воздействуя на особь классическим мутагенным фактором — радиацией. Можно было поэтому предполагать, что конфигурация ряски зависит от некоторого гена или генов, находящихся в ядре или же в цитоплазме (как известно, некоторые признаки могут определяться внеядерным генетическим материалом). Однако это предположение не оправдалось, так как оказалось, что при половом размножении конфигурационные признаки ряски не наследуются. При самоопылении как левой, так и правой ряски в обоих случаях в первом же половом поколении возникает равное число Л- и П-проростков (рис. 31), дающих такие же клоны; это означает, что никакие ядерные генетические факторы не обеспечивают преимущественной передачи потомству способности принять какую-либо определенную конфигурацию. В результате скрещиваний Л×П и П×Л, т. е. реципрокных, в первом гибридном поколении в обоих случаях получается точно такое же расщепление — 1Л : 1П. Между тем, если бы конфигурация ряски детерминировалась каким-либо цитоплазматическим фактором, то результаты реципрокных скрещиваний были бы неодинаковыми: ведь цитоплазма в состав будущей особи вносится только яйцеклеткой,

которая в одном случае возникает в генеративной ткани особи левой конфигурации, а в другом — правой. Следовательно, результаты гибридологического анализа показывают, что в генетическом материале ряски — ни в ядерном, ни в цитоплазматическом — нет элементов или факторов, обеспечивающих преимущественное проявление какой-либо одной из двух конфигураций в потомстве, возникающем при половом размножении. Конфигурационные признаки рясковых наследуются при вегетативном размножении и не наследуются при половом.

Идентичность генетического материала левой и правой ряски подтверждается еще и с другой стороны. Эти формы оказались удивительно сходными по своим функциональным признакам: по скорости размножения в разных условиях культивирования, по чувствительности к тепловым и химическим воздействиям, по частоте инверсий, вызванных ионизирующими излучениями, и выживаемости после облучения и т. д.

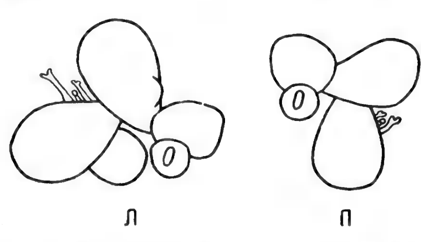


Рис. 31. Правый (П) и левый (Л) проростки ряски. *0* — семядольный листец. Вид сверху. Увел. 3×.

Что касается некоторых других обратноформенных организмов (микроорганизма микоидес, моллюсков и др.), то они могут различаться не только по геометрическим или структурным, но и по функциональным признакам. Это относится в первую очередь к тем из них, у которых конфигурация наследуется при половом размножении. Имеется ряд сообщений о функциональной неравноценности энантиоморфных организмов, но многие из них нуждаются в проверке. Положительные результаты вообще кажутся «интереснее» отрицательных; к тому же малейшая погрешность в методике (например, различие в физиологическом состоянии Л- и П-особей в момент опыта; неодинаковое их происхождение, которое может стать причиной различий, не связанных с энантиоморфностью как таковой, и т. д.) будет приводить к получению положительного результата. Когда левые и правые особи в действительности функционально идентичны, доказать это экспериментально гораздо труднее, чем в тех случаях, когда верно обратное. Особенную осторожность следует проявлять, когда обнаруживаются различия между генетически идентичными энантиоморфными организмами, ибо существование таких регулярных различий особенно трудно объяснить с позиций современной теоретической генетики. Поэтому, прежде чем выступать с сенсационными сообщениями о наличии функциональных различий между генетически идентичными Л- и П-организмами, необходимо не раз и не два всесторонне проверить реальность обнаруженных различий и самым тщательным образом их документировать.

Что касается ряски, то никаких регулярных различий, помимо конфигурационных, между Л- и П-особями за несколько лет работы обнаружить не удалось; этот факт вполне согласуется с их генетической идентичностью. В самом деле, различия в генетическом материале предопределили бы различия в составе или количестве специфических белков, что не могло бы не сказаться тем или иным путем на функциональных признаках соответствующих особей.

Ряска является не единственным объектом, обнаруживающим наследственную изменчивость, не контролируемую генетическим материалом. За последнее десятилетие аналогичные данные были получены на инфузориях, главным образом на парамеции, а также на одноклеточных водорослях и многоклеточных животных — червях планариях. В двух последних случаях, однако, отсутствие генетического контроля посредством гибридологического анализа формально не доказано, но вытекает из многих косвенных данных. Мы не будем останавливаться на этих примерах, так как проявление наследственной изменчивости, не контролируемой генетическим материалом, связано в них не с признаками левизны-правизны, а с другими признаками (синглетным или дублетным состоянием особей).

Были высказаны предположения, что наследование дублетного состояния у инфузорий и конфигурации у ряски обеспечивается каким-то особым биологическим механизмом сверх обычного генетического, связанного с ДНК. Но такие предположения нуждаются в некоторых комментариях. Их не следует понимать в том смысле, будто в этих случаях, и в частности у ряски, мы имеем дело с каким-то особым молекулярным механизмом кодирования последовательности аминокислот, которая в свою очередь определяет свойства вырабатываемых клетками белков, или же, что левая ряска содержит какое-то вещество, отсутствующее в правой ряске или имеющееся в ней в ином количестве. Насколько можно судить, все химические компоненты, из которых состоят правые и левые особи ряски (генетически однородные и находящиеся в одинаковом физиологическом состоянии), одинаковы и входят в состав соответствующих особей в равных долях. Различие между правой и левой ряской заключается лишь в характере геометрической или пространственной организации этих химических компонентов. В этом смысле различие между энантиоморфными пластинками ряски аналогично различию между энантиоморфными тетраэдрами, изготовленными из одного и того же металла.

Заключение

Мы попытались найти ответы лишь на некоторые вопросы из числа тех, какие были поставлены во введении. Конечно, ответить на вопрос о том, каков вообще смысл левизны-правизны или симметрии в живой природе, очень трудно, особенно если учесть, что как чисто химическое, так и молекулярно-биологическое объяснения симметричности, или зеркальности, живых существ являются неудовлетворительными. Положение нисколько не облегчается, а, наоборот, затрудняется еще тем, что во многих случаях симметричность, или зеркальность, организмов не имеет, по-видимому, никакого приспособительного значения.

Биологическое мышление очень тесно срослось с идеей целесообразности. Биолог понимает (или воображает, что понимает) строение организма, если он может представить себе, для чего служит та или иная структура или морфологическая особенность. Но вот у ряски левые клоны, насколько можно судить, не имеют никаких преимуществ перед правыми и не могут подвергаться действию естественного отбора. Ряске, так сказать, незачем быть левой или правой, но она, как бы в насмешку над телеологическим мировоззрением, не только существует в этих двух равноценных конфигурациях, но еще и стойко сохраняет специфические конфигурационные признаки в потенциально неограниченном числе вегетативных поколений. Разумеется, приведенный пример — далеко не единственный, когда использование понятий «целесообразности» или «приспособительного значения» не дает возможности разумно объяснить морфологические особенности организмов.

Может быть, симметрия живых тел является отражением таинственных свойств некоего биологического поля, отличающегося от электромагнитного и гравитационного полей, или результатом взаимодействия нескольких элементарных биологических полей? Большая путаница, связанная с идеей биологического поля, возникает из-за одного простого недоразумения. Дело в том, что в физике термин «поле» применяется в двух совершенно раз-

личных значениях. В одном случае он означает всего лишь совокупность придуманных человеком правил описания некоторого физического объекта, в другом — он означает сам физический объект. Задать «поле» какой-либо величины — значит поставить эту величину в функциональную связь с точками пространства. Обычно при этом предполагается, что имеет смысл утверждать, будто интересующая нас величина может быть определена для любой точки пространства. Подобными описаниями пользуются, разумеется, не только физики, но и биологи, забывая подчас, что само по себе математическое выражение зависимости каких-либо величин или показателей от расстояния от некоторого конца тела, или его оси, или плоскости, выбранной в теле, вовсе не предполагает и не доказывает существования специфического невещественного взаимодействия между частями тела, которое является существенным признаком наличия поля как физической реальности. Поле как физический объект есть особое состояние пространства между телами, которое обеспечивает их взаимодействие на расстоянии в условиях отсутствия передачи от одного тела другому частиц вещества. Никаких серьезных доказательств существования биологического поля, отличающегося от уже известных физических полей, не имеется.

По-видимому, симметрию в строении организмов не следует считать ни проявлением неких биологических полей, ни результатом приспособительных реакций организма, ни выражением стереохимических различий между энантиоморфными биологическими объектами. Удобнее всего усматривать смысл биологической симметрии во всеобщности некоторых технологических операций, которые использует как человек, так и природа, и которые имеют геометрический эквивалент в понятиях параллельного переноса, поворота и отражения.

Живой объект можно рассматривать как технологическую задачу, поставленную природой самой себе. В решении этой задачи, связанной с необходимостью обрабатывать вещества, по-видимому, всегда в той или иной мере используются три технологических принципа: принцип конвейера, принцип карусели и принцип клише. Конвейер наиболее четко воплощает идею параллельного переноса, карусель или колесо — идею поворота, а штамп, или клише, — идею отражения в той форме, в какой эта геометрическая операция выполнима. Следы использования этих операций мы и видим в симметричных структурах, которыми так богата живая природа.

Литература

К главе 1

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., 1964.
Вейль Г. Симметрия. М., 1968.
Гарднер М. Этот правый, левый мир. М., 1967.
Гиляров М. С., Зоол. ж., **23**, 5 : 213—215, 1944.
Иванов П. П., Ж. общей биол., **5**, 2 : 61—95, 1944.
Кокстер Г. С. М. Введение в геометрию. М., 1966.
Светлов П. Г., Ж. общей биол., **28**, 5 : 567—579, 1967.
Синнот Э. Морфогенез растений. М., 1963.
Шубников А. В. Симметрия. М.—Л., 1940.
Шубников А. В. Проблема диссимметрии материальных объектов. М., 1961.
Bernal J. D., J. Molec. Biol., **24**, 3 : 379—390, 1967.
Crow W. B., Am. Natur., **62**, 680 : 207—227, 1928.
Thompson W. d'Arcy. On Growth and Form. Cambridge, 1942.

К главе 2

Алпатов В. В., Бюлл. МОИП, **62**, 5 : 19—27, 1957.
Иванов П. П. Общая и сравнительная эмбриология. М., 1937.
Касинов В. Б., Биофизика, **13**, 6 : 1092—1096, 1968.
Касинов В. Б., Ж. общей биол., **30**, 6 : 681—685, 1969.
Касинов В. Б. и Стрелин Г. С., Докл. АН СССР, **177**, 2 : 450—453, 1967.
Кренке Н. П. Феногенетическая изменчивость. Т. I. М., 1933—1935.
Навашин С. Г., Сб., посв. И. П. Бородину : 94—114, Л., 1927.
Сулима Ю. Г. Изв. АН МолдССР, **9** : 8—12, 1965.
Шубников А. В. Симметрия и антисимметрия конечных фигур. М., 1951.
Шубников А. В. Антисимметрия. М., 1966.
Ludwig W. Das rechts-links Problem im Tierreich und beim Menschen. Berlin, 1932.

К главе 3

Алпатов В. В., Усп. совр. биол., **23**, 1 : 141—143, 1947.
Алпатов В. В. и О. К. Настюкова, Бюлл. МОИП, **52**, 6 : 3—10, 1947.

Гаузе Г. Ф. Асимметрия протоплазмы. М., 1940.
Касинов В. Б., Генетика, **4**, 11 : 11—21, 1968.
Касинов В. Б., Генетика, 5, 2 : 22—29, 1969.
Касинова Г. В. и В. Б. Касинов, Микробиология, **38**, 6 : 1062—1067, 1969.
Кизель А. Р., Докл. АН СССР, **31**, 6 : 602—604, 1941.
Кизель А. Р., Е. Ефимочкина и Ю. Ралль, Докл. АН СССР, **25**, 6 : 481—483, 1939.
Клабуновский Е. И. Асимметрический синтез. М., 1960.
Опарин А. И. Возникновение и начальное развитие жизни. М., 1966.
Реутов О. А. Архитекторы молекул. М., 1965.
Урманцев Ю. А., Усп. совр. биол., **61**, 3 : 374—389, 1966.
Цветков Б. Н., Бюлл. МОИП, **47**, 5/6 : 414—419, 1938.
Breitenbecher J. B., Genetics, **10**, 3 : 261—277, 1925.
Compton R. H., J. of Genetics, **2**, 1 : 53—70, 1912.
Dahlberg G., Proc. Roy. Soc. Edinburg, B., **62**, 1 : 20—31, 1943.
Yamagata Y., J. Theoret. Biol., **11**, 3 : 495—497, 1966.

Содержание

Вадим Борисович Касинов

О СИММЕТРИИ В БИОЛОГИИ

Утверждено к печати
Ордена Ленина Физико-техническим институтом им. А. Ф. Иоффе

Редактор издательства *Е. А. Семенова.* Художник *Д. А. Андреев*
Технический редактор *А. П. Чистякова.* **Корректор** *Ф. Я. Петрова*

Сдано в набор 3/V 1971 г. Подписано к печати 10/VIII 1971 г. Формат бумаги $60\times90^{1}/_{16}$.
Печ. л. 3 = 3 **усл. печ. л. Уч.-изд. л. 2.88. Изд. №** 4819. Тип. зак. № 271. М-27491.
Тираж 13000. Бумага № 2. *Цена 19 коп.*

Ленинградское отделение издательства «Наука».
199164, Ленинград, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 линия, д. 12

19 коп.



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ